

А.В. Крылов

А.В. Крылов

ЗООПЛАНКТОН РАВНИННЫХ МАЛЫХ РЕК

ЗООПЛАНКТОН



НАУКА

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД
им. И.Д. ПАПАНИНА

А.В. Крылов

ЗООПЛАНКТОН РАВНИННЫХ МАЛЫХ РЕК



МОСКВА НАУКА 2005

УДК 59:556
ББК 28.69
К85

Ответственный редактор
доктор биологических наук *В.Т. КОМОВ*

Рецензенты:
доктор биологических наук *И.К. РИВЬЕР*,
доктор биологических наук *В.А. ЯКОВЛЕВ*

Крылов А.В.

Зоопланктон равнинных малых рек / А.В. Крылов; отв. ред. В.Т. Комов; Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина. – М.: Наука, 2005. – 263 с.

ISBN 5-02-033297-6

В монографии впервые в отечественной литературе рассмотрен зоопланктон равнинных малых рек в изменяющихся условиях среды. Среди основных факторов, приводящих к трансформации сообществ зоопланктона, выделены антропогенные и зоогенные (строительная деятельность бобра) нарушения. Показаны основные черты видового состава и трофической структуры зоопланктона малых рек, его распределения и устойчивости. Даны рекомендации для оценки экологического состояния малых водотоков по видовому составу и трофической структуре зоопланктона.

Для экологов, гидробиологов, студентов.

ТП 2005-I-117

ISBN 5-02-033297-6

© Российская академия наук, 2005
© Редакционно-издательское оформление.
Издательство “Наука”, 2005

“Да – сказал перевозчик, – это прекрасная река, я люблю ее больше всего. Часто я прислушиваюсь к ней, часто заглядываю ей в очи, и всякий раз чему-нибудь научаюсь у реки...”

“...что я узнал у реки: все возвращается...”

“...река всегда течет вниз, под гору, а все же шумит и поет так весело...”

“...Из тайн же самой реки он в этот день узнал лишь одну, и та поразила его душу. Он видел: вода текла и текла, она текла безостановочно и все же всегда была тут, всегда во всякое время была такою же, хотя каждую минуту была новой...”

Герман Гессе. Сидхартха

ВВЕДЕНИЕ

Самый многочисленный водный объект среди водотоков и среди всех типов пресных вод – малые реки. Только в европейской части России их насчитывается более 665 тыс., а общая длина русел превышает 2.3 млн км. В бассейне р. Волги, часть которого была охвачена исследованиями, малых водотоков длиной менее 200 км свыше 150 тыс., что составляет 99.9% от общего числа водотоков речной сети (Алексеевский и др., 1998). Однако в России и сопредельных государствах их изучению уделяется мало внимания по сравнению со всеми остальными типами водных объектов. Достаточно сказать, что состоялась лишь одна специализированная конференция в Тольятти в 2001 г., а количество комплексных и фундаментальных работ небольшое. Самые значимые из них были проведены в Латвии (Гидробиологический режим малых рек..., 1981; Биоценотическая структура малых рек Латвии, 1989), в Карелии (Комулайнен, 1999), на Дальнем Востоке (Богатов, 1994; 1995а, б) и на Средней Волге (Экологическое состояние бассейна р. Чапаевки..., 1997; Зинченко, 2002; Экологические проблемы малых рек Республики Татарстан, 2003). Этого явно недостаточно, тем более что режим малых рек формируется специфическими условиями регионов и, как правило, в каждом бассейне имеет свои особенности. Поэтому возникает необходимость проведения исследовательских работ на различных территориях. Впоследствии это позволит выделить закономерности, свойственные всем водотокам, и специфические черты регионального уровня.

Самые интересные исследования случаются на объектах, которых, как считают большинство авторов, нет в природе. Это в

полной мере относится к понятию *зоопланктон малых рек*, который чаще всего определяли как дрейф случайного набора организмов (Богатов, 1994; Лебедев, 2001, и др.) (По нашему мнению это справедливо для ненарушенных горных и предгорных водотоков.) Поэтому большинство серьезных гидробиологических исследований на малых реках было посвящено изучению макрозообентоса (Алимов, 1976; Богатов, 1994; Зинченко, 2002, и др.), перифитона (Комулайнен, 1999), высших водных растений (Бобров, 1999; Папченков, 2001, и др.), однако исследования зоопланктона медленнотекущих рек Верхнего Поволжья позволили нам взглянуть на их зоопланктон по-иному. Теоретическая предпосылка настоящего исследования заключалась в том, что равнинные малые реки бассейна Верхней Волги представляют собой комплекс мозаично расположенных биотопов, образовавшихся в результате особенностей ландшафта, естественно-гидрологических, антропогенных и зоогенных (поселений бобров) нарушений и различающихся по морфометрии, скорости течения и химическим параметрам. Для каждого типа биотопов характерна определенная сезонная сукцессия, количественное обилие и трофическая структура зоопланктона. Распределение зоопланктона по продольному профилю малых рек описывается концепцией динамики пятен. Пятна, образованные в результате антропогенных и зоогенных нарушений несут черты, свойственные экотонам и имеют разные временные интервалы существования.

Конкретная цель работы – исследование закономерностей формирования видового состава, сезонной динамики, распределения и трофической структуры зоопланктона равнинных малых рек бассейна Верхней Волги в изменяющихся в результате естественно-гидрологического, антропогенного и зоогенного влияния среды.

За постоянные консультации, обсуждение результатов и помощь в работе автор выражает искреннюю признательность И.К. Ривьер, Н.А. Завьялову, Н.Н. Жгаревой, А.А. Боброву, Ю.Ю. Дгебуадзе, И.В. Чаловой, О.Л. Цельмович, Н.Г. Отюковой, А.В. Романенко, В.А. Яковлеву, В.В. Жарикову, В.Т. Комову, А.И. Цветкову, Д.Б. Косолапову, Т.И. Добрыниной.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов конкурса-экспертизы № 6 проектов молодых ученых, программы фундаментальных исследований ОБН РАН “Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами”, ИНТАС Ref. № 01-0168.

Глава 1

МЕТОДЫ СБОРА, ОБРАБОТКИ И АНАЛИЗА ДАННЫХ

Материал был собран на 42 малых реках в 1990–2002 гг. Основная часть исследований выполнена на реках-притоках Угличского, Рыбинского и Горьковского водохранилищ. Систематическими и эпизодическими исследованиями были охвачены малые реки бассейна Ивановского водохранилища, а также водотоки на территориях Псковской и Брянской областей.

Пробы на глубоководных участках отбирали при помощи видоизмененной модели планктонобатора ДК (Столбунова, Кожевников, 1977) и пяти литровым ведром с поверхности при небольших глубинах речного русла. Отбор проб проводили методом широких гидрологических створов. На каждом участке реки длиной 20–50 м по визуальным признакам – морфометрическим особенностям участка, составу подстилающих ложе грунтов, скорости течения, глубине, на рипали и медиали – выделяли основные биотопы, в которых и отбирали субпробы для интегральной пробы (рис. 1).

В отдельных случаях (при исследовании горизонтального распределения зоопланктона в бобровых прудах, на рипали и медиали проточных участков, в зарослях макрофитов и др.) отбор проб производили только в однородных биотопах. При изучении зоопланктона по продольному профилю рек участки верхнего, среднего и нижнего течения выделяли по величине соотношения расстояния от истока до станции отбора проб (l) к общей длине реки (L). Участки с величинами соотношения $l/L < 0.33$ относили к верхнему течению, от 0.33 до 0.66 – к среднему течению, от 0.66 до 1.0 – к нижнему. Интегральная проба с каждого участка течения состояла из двух-трех субпроб, собранных, соответственно, на двух-трех станциях. На каждой станции отбор субпроб проводили интегрально, как это описано выше.

Через планктонную сеть с размером ячеек 0.064 мм процеживали от 40 до 100 л воды с последующей фиксацией 4%-ным рас-

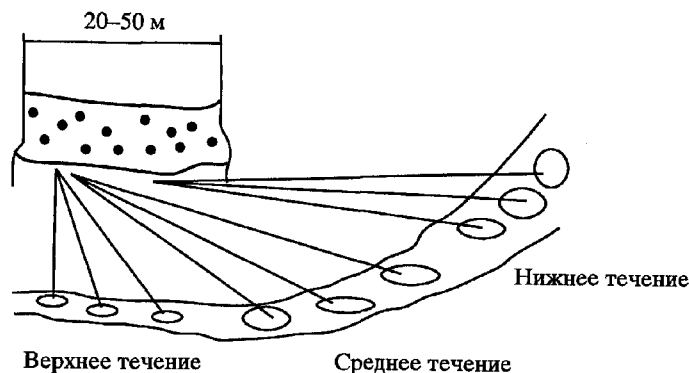


Рис. 1. Схема широких гидрологических створов на исследованных малых реках

твором формалина. Камеральную обработку сборов проводили согласно принятой в гидробиологии методике (Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов, 1975). Всего было собрано, обработано и проанализировано около 2000 проб.

В работе использовали широко применяемые в гидробиологии характеристики зоопланктона (табл. 1).

Подробнее остановимся на принципах характеристики трофической структуры зоопланктона. Изучение трофической структуры требует классификации водных животных по их месту в трофических связях (Чуйков, 1978), выделения сравнительно однородных по типу питания групп видов. Как указывает Ю.С. Чуйков (1995, с. 42–43): “При распределении видов по экологическим группам нужно иметь в виду, что установление их трофического статуса в какой-то мере условно. Характер питания животного определяется строением и функциями аппарата для добывания пищи; поведением, которое обуславливает избирательное отношение к местам кормежки и пищевым объектам; обилием и доступностью пищевых объектов в конкретном водоеме. Изменчивость этих факторов в широких пределах существенно влияет на трофический статус видов, в результате один и тот же вид в разных условиях может относиться к различным трофическим уровням”.

Объединить трофические и топические классификации беспозвоночных позволил анализ функциональных комплексов (Смирнов, 1971), обеспечивающих функции захвата пищевых объектов и перемещения животных в пространстве (Чуйков, 1981а,б, 1982, 1995). Способы передвижения планктонных беспозвоночных – парение (плавание), ползание и прикрепление к суб-

Показатели видового состава и трофической структуры зоопланктона

Видовой состав и количественное обилие	Трофическая структура
Число видов	Соотношение мирных и хищных форм ($N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cycl}}$)
Численность (N)	
Биомасса (B)	
Соотношение таксономических групп (%)	Обилие экологических групп, выделенных на основе анализа способов питания и передвижения в пространстве, % (Чуйков, 1995; собственные добавления)
Индекс Шеннона, рассчитанный по численности (H_N) и по биомассе (H_B)	
Индекс сапробности Пантле-Букка в модификации Сладечека (S)	
Индекс видового сходства Чекановского-Сёренсена (Вайнштейн, 1976)	Индекс трофности Мяземса (E) (1980)
Индекс биоценотического сходства Шорыгина (Вайнштейн, 1976)	

страту; способы захвата пищи – у коловраток вертикация, всасывание и захват, у копепоид фильтрация, собирание и захват, у кладоцер первичная фильтрация, собирание, вторичная фильтрация и захват. В результате были выделены экологические группы зоопланктеров.

1–3 – организмы, добывающие пищу в толще воды

Группа 1 – плавание/первичная фильтрация или вертикация:

а) плавание/вертикация – коловратки (рода *Polyarthra*, *Keratella*, *Kellicottia*, *Notholca*, *Filinia*); б) плавание/первичная фильтрация – кладоцеры (рода *Diaphanosoma*, *Daphnia*, *Moina*, *Ceriodaphnia*, *Bosmina*); в) плавание/фильтрация – копепоиды (р. *Eudiaptomus*).

Группа 2 – плавание/фильтрация + захват: а) плавание/захват + всасывание – коловратки (рода *Asplanchna*, *Asplanchnopus*); б) плавание/фильтрация + захват – копепоиды (р. *Eurytemora*); в) плавание/фильтрация + активный захват – копепоиды (р. *Heteroscope*).

Группа 3 – плавание/активный захват: а) плавание/захват, всасывание – коловратки (р. *Bipalpus*); б) плавание/активный захват – копепоиды (рода *Cyclops*, *Acanthocyclops*); кладоцеры (рода *Leptodora*, *Bythotrephes*, *Polyphemus*).

4–7 – организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата

Группа 4 – плавание + ползание/фильтрация + всасывание: а) плавание + ползание/вертикация – коловратки (рода *Epiphanes*, *Trichotria*, *Mytilina*, *Lophocharis*, *Lepadella*, *Euchlanis*, *Brachionus*,

Platytias, Testudinella); б) плавание + ползание/вертикация + всасывание – коловратки (р. *Lecane*).

Группа 5 – ползание + плавание/всасывание или вторичная фильтрация: а) ползание + плавание/всасывание – коловратки (рода *Cephalodella, Trichocerca*); б) ползание + плавание/вторичная фильтрация – кладоцеры (сем. *Chydoridae*).

Группа 6 – ползание + плавание/собирающие: а) ползание + плавание/собирающие-фито-, детритофаги – кладоцеры (род *Macrothrix*), копеподы (*Macrocyclops distinctus*); б) ползание + плавание/собирающие-эврифаги – копеподы (рода *Eucyclops, Paracyclops, Microcyclops*, отр. Harpacticoida).

Группа 7 – ползание + плавание/активный захват – копеподы (рода *Macrocyclops, Mesocyclops*).

8–9 – прикрепленные к субстрату и способные к плаванию организмы

Группа 8 – плавание + прикрепление к субстрату/первичная фильтрация: кладоцеры (рода *Sida, Simocephalus, Scapholeberis*).

Группа 9 – прикрепление к субстрату + плавание/вертикация: коловратки (р. *Rotaria*).

10 – организмы, смешанные по способам питания и передвижения

Группа 10 – а) смешанная по способу передвижения группа – копеподы (науплиальные стадии *Cyclopoida*); б) смешанная по способу передвижения и питания группа – копеподы (копеподитные стадии *Cyclopoida*).

Параллельно с отбором проб зоопланктона измеряли некоторые абиотические параметры среды: скорость течения (методом поплавков), температуру, прозрачность, количество растворенного кислорода (по методу Винклера и с помощью термооксиметра AQUA-OXY), БПК₅, природу органического вещества (ПО и ХПК). Токсичность воды исследовали по изменению плодovitости *Ceriodaphnia affinis* (Методика определения токсичности..., 2001). Были привлечены данные по развитию бактериопланктона, оцениваемые по стандартным показателям (Так, 1975; Оксик и др., 1993; Porter, Feig, 1980). Учет бобров проводили эколого-статистическим методом (Дьяков, 1975) с картированием и измерением всех бобровых плотин и прудов.

Глава 2

ХАРАКТЕРИСТИКА МАЛЫХ РЕК, КАК ПРИРОДНЫХ ОБЪЕКТОВ

Малые реки относятся к самому многочисленному типу водных объектов и категории водотоков (табл. 2).

Особенность малых рек, как самостоятельного класса водотоков – отсутствие однозначных критериев выделения их типологических границ. Существует несколько определений малых рек. “Река малая – река, имеющая сток в течение всего года или кратковременно прерывающийся сток вследствие истощения запасов дренируемых ею подземных вод” (Водогребский, 1990). Критерий по площади водосбора указан в Государственном стандарте 19179–73: к категории малых здесь отнесены равнинные реки с площадью водосбора менее 2000 км² (Малые реки, 1980).

Наиболее распространена классификация рек по длине. По этой классификации к малым отнесены реки короче 100 км (Водогребский, 1990). Понятие *малые реки* нередко применяется ко всем рекам, имеющим только местное значение, и отражает влияние местных физико-географических факторов в масштабе крупного региона. Необходимо отметить, что площадь речных бассейнов менее 2000 км² соответствует граничным условиям формирования подземного стока. Как правило, реки с такой площадью дренируют только верхний маломощный водоносный горизонт (воды четвертичных отложений). Этим, по-видимому, и объясняется уязвимость водного режима малой реки при изменении ландшафта ее водосбора.

Следовательно, к малым относятся реки длиной до 100 км, площадью бассейна до 2000 км², что обусловлено прекращением возрастания модуля стока при дальнейшем увеличении площади водосбора, так как реки такого ранга используют все основные водоносные горизонты и при сравнении между собой более крупных рек существенного изменения доли грунтового питания не происходит. Однако своеобразие гидрогеологических условий различных территорий приводит к нарушению этой закономерности даже в пределах небольших регионов. Так, в разных частях

Таблица 2

Распределение рек стран СНГ по категориям (Водограцкий, 1990)

Категория реки по длине	Длина, км	Количество рек		Общая длина речной сети	
		Число	%	км	%
Ручьи	до 10	2 812 587	94.91	5 624 881	58.30
Самые малые	10 – 25	113 974	3.85	1 697 939	17.60
Малые	25 – 50	24 100	0.81	834 082	8.65
	50 – 100	8623	0.29	592 206	6.14
	100 – 200	2857	0.10	386 509	4.00
Средние	200 – 300	630	0.02	150 277	1.56
	300 – 500	357	0.01	133 075	1.38
Большие	500 – 1000	197	0.01	127 241	1.32
	> 1000	63	0.00	101 654	1.05
Всего		2 963 388	100.0	9 647 864	100.0

Таблица 3

Классификация малых рек Ярославского Поволжья

Водотоки	Длина, км	Водосбор, км ²	Расход, м ³ /с
Незначительные	0 – 10	6.26	0.04
Очень малые	11 – 20	37.56	0.40
Самые малые	21 – 50	114.07	1.20
Средне малые	50 – 100	318.01	4.10
Малые	101 – 250	4000.0	13.0

Волжского бассейна граничные значения площади водосбора колеблются от 1000 до 5000 км². Связь площади водосбора и длины реки, описываемая корреляционным уравнением $F = 0.58 \cdot L^{1.78}$, позволяет выяснить, что такому разбросу площадей водосборов соответствует изменение длины рек от 66 до 163 км, что, безусловно, слишком велико для определения четкой границы малых водотоков (Алексеевский и др., 1998).

Количественные критерии выделения данной категории водотоков, относительно и условны. В работе использована классификация малых рек Ярославского Нечерноземья по морфометрическим и гидрологическим признакам (Рохмистров, Наумов, 1984) (табл. 3).

Учитывая современный опыт водного хозяйства, гидрологических расчетов и исследований, к малым водотокам следует отнести реки длиной до 250 км, водосборной площадью до 10 000 км², среднемноголетним расходом до 20 м³/с и с отражением в гидрологическом режиме преимущественного воздействия

местных факторов формирования стока (Колбовский, Жихарев, 2000).

Вообще, поставить точку в определении понятия *малая река* невозможно. Некоторые работы основаны на изучении уровня развития гидробионтов. Так, Ю.М. Лебедев (2001, с. 154) писал: “Малая река – водоток с прозрачностью воды до дна, отсутствием истинного фитопланктона и взрослых особей рыб, кроме тугорослых местных популяций плотвы, окуня, пескаря (форели для горных рек и хариуса для сибирских), и преобладанием в бентосе животных соскребаателей”.

Но согласиться с таким определением по перечисленным признакам сложно. На большинстве исследованных нами водотоков отмечены участки, на которых глубина превышала величину прозрачности, что определялось особенностями морфологии русла, последствиями деятельности человека и животных.

В последнее время появляется большое количество работ, посвященных анализу фитопланктона равнинных рек, в том числе и малых. В большинстве работ существование этой группы гидробионтов ни коим образом не ставится под сомнение, а характеристики его видового состава используются для определения качества воды (Гидробиологический режим..., 1981; Друвиетис, Рудзрога, 1989; Попченко, Буркова, 1997; Амосов, 2001; Гончаров, 1994; Клайн, 2001; Клайн, Виноградов, 2002; Охупкин, 1997, 2001а, б; Охупкин, Генкал, 2001). Авторы отмечают, что состав фитопланктона малых рек определяется типом окружающего ландшафта, регулированием речного стока, химическим загрязнением (в том числе биогенными элементами), оптимальным соотношением внешних нарушений и ресурсной обеспеченности продукционного процесса при отсутствии “суровых” факторов среды.

Среди организмов зообентоса малых рек не только соскребаатели, но и фитодетритофаги-собиратели, хищники, глотатели, фильтраторы (Алимов и др., 1976; Головатюк и др., 2001; Голубков, 2001).

В малых реках бассейна Верхней Волги встречены взрослые особи многих видов рыб – подкаменщик русский, верховка, голавль, голец, густера, елец, ерш, жерех, карась, карп, лещ, линь, налим, окунь, пескарь, плотва, укля, щиповка, щука, язь (Цветков, 2001). Такое положение справедливо и для малых рек бассейна Средней Волги, где отмечены голавль, голец, голянь, елец, пескарь, быстрянка, ручьевая форель, щиповка, подуст, верховка, окунь, укля, плотва, серебряный карась, щука и другие виды (Евланов и др., 1998; Козловский, Антонов, 2001).

В целом, наиболее удачным представляется определение (Алексеевский и др., 1998, с. 11): "...малой рекой можно считать интуитивно выделяемый этносом территории водный объект длиной 10–200 км и площадью водосбора 10–10 000 км² с особым характером гидрологических процессов, отражающим преимущественное воздействие местных факторов на формирование стока. Экологическое состояние такого объекта регулируется специальными мероприятиями на поверхности речного бассейна".

Глава 3

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЙ И ОБЪЕКТОВ ИЗУЧЕНИЯ

В бассейне Верхней Волги, где проведены исследования, полностью или частично находятся территории десяти областей: Владимирской, Вологодской, Ивановской, Костромской, Ленинградской, Нижегородской, Новгородской, Смоленской, Тверской, Ярославской. Территории Ивановской и Ярославской областей расположены полностью в бассейне Верхней Волги, Костромской – 98%, Тверской – 81%, Вологодской – 35%, других – менее 35%. Здесь развита разнообразная и многоотраслевая структура промышленности и сельскохозяйственного производства. Максимальное суммарное воздействие промышленных центров и сельскохозяйственного производства на природную среду отмечено в Московской обл., среднее – в Ярославской, Тверской и Вологодской, минимальное – в Костромской (Шувалов и др., 1998). В целом их воздействие на речные водосборы исследованных регионов зависит от объема выбросов вредных веществ, приведенных к единице площади урбанизированной территории.

Влияние на водосборы малых рек сельскохозяйственного производства зависит от объема внесения удобрений, доли пашни в площади сельскохозяйственных угодий и удельного веса мелиорированных земель. Анализ уровня хозяйственной освоенности территорий водосборов малых рек основывается на учете ее дифференциации по плотности населения, основных производственных фондов, доле населения, доле пашни в общем земельном фонде (табл. 4) (Алексеевский и др., 1998).

Регионы 1-го ранга отличаются высокими уровнями химической нагрузки и экономической освоенности территории. Регионы 2-го ранга имеют средний уровень химической нагрузки на территории и высокий уровень экономической освоенности. Для регионов 3-го ранга свойствен низкий уровень химической нагрузки на территории с высоким уровнем экономической освоенности. Регионы 4-го ранга отличаются низким и средним уровнем

Таблица 4

Уровни хозяйственной освоенности регионов бассейна Верхней Волги

Область	Ранги освоенности
Московская	1
Ярославская	2
Тверская	3
Вологодская, Костромская	4

химической нагрузки на водосборные территории и средним уровнем экономической освоенности.

Исследованные нами реки принадлежат к Верхневолжскому гидрологическому району. Средние даты начала весеннего половодья приходятся на начало апреля. За весенним половодьем следует низкая летне-осенняя межень, которая устанавливается в конце мая – середине июня и заканчивается в октябре – начале ноября.

Основная часть работы проведена на малых реках Ярославского Поволжья. Геологическое строение Ярославского Верхневолжья представлено коренными породами, покрытыми толщей четвертичных отложений, связанных своим происхождением с Днепровским, Московским и Валдайским оледенениями и межледниковыми эпохами.

Четвертичные напластования, верхнеюрские и нижнемеловые отложения образуют комплекс водоносных горизонтов. Коэффициент фильтрации различных горизонтов составляет 0.2–25 м/сут. Мощность отдельных горизонтов от 1 до 80 м; глубина залегания от 2 до 120 м (Рохмистров, 1966).

Особенности геологического строения, платформенный режим развития в новейшее время определили равнинность территории. Рельеф характеризуется слабой расчлененностью, мягкостью очертаний, небольшими абсолютными высотами (Колбовский, 1994).

Характерными формами рельефа являются тектонически обусловленные низины – Молого-Шекснинская, Ярославско-Костромская, Ростовская и менее отчетливо выраженные возвышенности – Борисоглебская, Угличская, северная часть Клинско-Дмитровской гряды. В новейшее время главным естественным рельефообразующим фактором является эрозионно-аккумулятивная деятельность различных водотоков. Рельеф обусловил такие особенности речной сети, как рисунок, морфология русел и динамические особенности.

Климат – умеренно-континентальный, формирующийся под воздействием атлантических и континентальных воздушных

масс. Наиболее теплый месяц – июль, наиболее холодный – январь. Количество выпадающих осадков превышает испаряемость. Таким образом, территория относится к зоне достаточного и избыточного увлажнения. Летом осадки чаще выпадают в виде кратких ливневых дождей, что оказывает отрицательное влияние на формирование стока, вызывая кратковременные паводки (Жихарев, 2000).

В прямой зависимости от климатических условий местности находится водный режим рек, который позволяет отнести их к восточноевропейскому типу с хорошо выраженным весенним половодьем, летней и зимней меженью и одним-двумя летними паводками. Питание рек преимущественно атмосферное, что присуще рекам со слабым врезом речных долин и глубоким залеганием подземных вод.

Продолжительность половодья в среднем 12–30 дней. Начало летней межени приурочено к последней декаде мая. Самый низкий летний уровень и минимальные расходы приходятся на июль-август.

В Ярославской области 4327 малых рек. Несмотря на индивидуальные особенности каждого потока, их можно сгруппировать в определенные типы. Наибольшее количество (3696) составляют ручьи и очень маленькие речки, длина которых не превышает 10 км. Длину от 11 до 20 км имеют 245 рек, от 21 до 50 км – 64 реки, от 51 до 100 км – 18 рек и 11 относительно крупных рек области имеют длину от 101 до 150 км (Рохмистров, 1988).

По мнению В.Л. Роухмистрова (1976) речная сеть Ярославского Поволжья сравнительно молодая. Она возникла в ледниковое и послеледниковое время. По происхождению следует различать три типа речных долин малых рек. Первый тип – это долины, образованные ледниковыми потоками и затем преобразованные современной речной сетью.

Второй тип – реки, обязанные своим происхождением системе проточных озер, возникших в результате отступления последнего для Ярославского края Московского оледенения. Речные долины данного типа имеют озеровидные расширения, обычно заболоченные, так как выполнены они, как правило, лимногляциальными глинистыми осадками. Третий тип долин также связан своим происхождением с освобождением территории от четвертичного льда. Местом зарождения рек становились наиболее высокие по абсолютной высоте площади – местные гидрографические узлы.

Реки первых двух типов имеют небольшие гидравлические уклоны, сильно меандрирующие русла и заиленное дно, третьего

типа – имеют значительное падение, изломанный продольный профиль, узкие долины, быстрое течение, в русле нередко перека-ты, дно устлано валунами.

Наиболее распространенное воздействие на малые водотоки – загрязнение минеральными удобрениями, стоками с животноводческих ферм, хозяйственно-бытовыми стоками агроцентров. Поступление биогенных элементов в реки происходит с объектов животноводства. Большинство ферм строится вблизи малых рек без соблюдения закона о водоохранных полосах. В речных водах при этом снижается содержание кислорода до 3 мг/л и ниже, уменьшается прозрачность до 2–3 см, повышается БПК₅ до 20–100 мгО₂/л, NH₄ до 5–8 мг/л, содержание фосфорных соединений в таких водах возрастает на 1–2 порядка. Все это вызывает повышение числа видов, численности и биомассы фитопланктона, исчезновение мхов и харовых водорослей, появление аира и рогоза (Рохмистров, 1986).

Земледелие увеличивает эрозию почвогрунтов и усиливает вынос биогенов в водотоки. Все эти факторы вызывают эвтрофирование малых рек. Плесы, где скорость течения в летнюю межень не превышает 3–5 см/с, превращаются в места развития синезеленых водорослей и формирования илообразных отложений микрофлоры. На перекатах со скоростью течения до 0.7 м/с сначала развиваются макрофиты, а затем и водоросли.

Впрочем, единого мнения на степень зарастания водотоков Ярославского Поволжья не существует. В одних работах указывается на то, что малые реки к концу июля почти сплошь зарастают осокой, камышом и рдестом (Рохмистров, 1976). В других говорится о том, что интенсивность зарастания является слабой (Бобров, Папченков, 1995). Это служит еще одним доказательством недостаточной изученности малых рек, а также сравнительно большим разрывом времени исследований.

Среди рек, наиболее подверженных эвтрофированию, называются Кубрь, Сабля, Нерль Волжская, Сольба, Вельковка, Солоница, Ухра, Согожа, Обнора, Носа, Корожечна, Сутка, Вая, Себла, Юхоть. И нет ни одной реки, где не ощущались бы процессы эвтрофирования на локальных участках.

В последнее время нет рек, используемых в молевом сплаве леса, но его последствия продолжают сказываться до сих пор. Руслу некоторых из них (Ухры, Могзы, Согожи, Тулоши, Сити, Костромы и др.) буквально устланы “топляками”, древесина которых разлагается, выделяя токсические вещества (Рохмистров, 1976).

На берегах малых рек расположены многочисленные масло- и сыродельные заводы, льнозаводы, спиртовые, кожевенные,

консервные и другие предприятия области. На большинстве из них отсутствуют какие-либо очистные сооружения, а окисляемость сбрасываемых вод превышает 50 мгО₂/л, БПК₅ достигает 280–340 мгО₂/л, концентрация NH₄ – 8 мг/л, в воде обнаружено свыше ста видов токсических веществ. Наши исследования показали, что стоки сыродельного завода вызывают ухудшение качества воды очень малой р. Латки до класса “загрязненных” и “грязных” (по классификации С.М. Драчева (1964)). При этом влияние стоков распространяется вниз по течению в периоды половодья на 2.5–4.0 км, в меженные периоды – на 7.5–8.0 км (Крылов, 1993).

В качестве модельных водотоков при изучении влияния естественных, антропогенных и зоогенных нарушений в Ярославской области использованы реки Латка, Ильдь, Сутка. Кроме этого, в отдельные периоды исследования проводили на реках Корожечна, Юхоть, Сога, Ухра, Вожа, ручей Инопаш, Черемуха, Коровка, Колокша, Шумаровка, Чеснава, Вая, Сить, Себла, Лама, Маткома, Согожа, Которосль, Устье, Могза, Челгузия. Изучение особенностей развития зоопланктона в зонах выклинивания подпора речных вод проводили на притоках Рыбинского и Горьковского водохранилищ: Сутка, Латка, Чеснава, Ухра, Согожа, Вочкомка, Искра, Себла, Маткома, Ягорба, Кошта, Волковский ручей, Черемуха, Которосль.

Основные исследования средообразующей деятельности бобра европейского проводились на малых реках Дарвинского государственного заповедника (ДГЗ), расположенного в части территории Ярославской и Вологодской областей между реками Мологой и Шексней – в Молого-Шекснинской низине. Юго-восточный край низины до отметки 102 м над ур.м. затоплен Рыбинским водохранилищем. Площадь заповедника составляет 112 673 га, охранной зоны 27 026 га. На исследованной территории Молого-Шекснинского полуострова есть реки, озера, пруды и каналы. Водные объекты, именующиеся в районе Дарвинского заповедника “реками”, состоят из участков верхнего течения (выше НПГ водохранилища) длиной от 3 до 18 км плавно переходящих в длинные извилистые заливы, образовавшиеся на месте речных пойм, затопленных водохранилищем. В целом, на малые реки Дарвинского государственного заповедника антропогенная нагрузка минимальна, что позволило нам наиболее полно вычлени-ть влияние жизнедеятельности бобров.

ОСНОВНЫЕ ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ФОРМИРОВАНИЕ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА МАЛЫХ РЕК

Видовой состав и трофическую структуру основных групп гидробионтов малых рек определяют абиотические и биотические факторы, которые можно подразделить на три группы: естественно-гидрологические, антропогенные и зоогенные. Они формируют важнейшие морфометрические, гидрологические и химические параметры среды. Эти группы параметров связаны между собой и закономерно изменяются, как в пространстве, так и во времени.

Среди естественно-гидрологических факторов, изменяющих морфометрические и гидрологические характеристики участков водотоков, решающее значение имеют климатические и почвенно-гидрологические условия (Деменник, 1989; Зарубов, 1990), морфометрия русла, наличие камней или завалов деревьев, углублений или наносов грунта, возникающих в результате изменения режима проточности в периоды половодья, дождевых паводков и глубокой межени (Цимдинь, 1989а, б; Townsend, 1989).

Среди антропогенных факторов основное влияние оказывают наличие зон контакта сточных и природных вод (Гидробиологический режим..., 1981; Цимдинь, 1989а, б; Крылов, 1993; Барина, Крылов, 1998, и др.), преобразование площадей водосборов, строительство плотин и т.д.

По мощности, масштабам воздействия, изменению скорости протекания процессов, деятельности человека не уступает влияние жизнедеятельности ключевых видов позвоночных животных. Поэтому в отдельный – зоогенный – тип нарушений выделены изменения в водных экосистемах, вызываемые колониальными поселениями птиц, например, больших бакланов (Чуйков, 1982), уток (Брагинский, 1957), а также зверей, в частности бобра (Легейда, Рогозянская, 1981; Легейда и др., 1987; Крылов,

1995, 1996а, б; 1999, 2002а, б; Крылов, Завьялов, 1996, 1998, 2000; Naiman, 1988; Naiman et al., 1986; Naiman et al., 1988; Naiman et al., 1991; Naiman et al., 1994, и др.).

4.1. МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ И ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ

Среди множества морфометрических и гидрологических параметров среды, оказывающих влияние на видовой состав, трофическую структуру и распределение сообществ гидробионтов, приоритетным можно признать скорость течения, значение имеют также ширина и глубина реки. Согласно теории речного континуума эти характеристики водотоков закономерно изменяются от участков верхнего к участкам нижнего течения и устьевой области. Так, от истока к устью закономерно снижается скорость течения и увеличивается температура воды, ширина и глубина русла (Vannote et al., 1980).

При этом на любом участке течения реки отмечаются зоны с различными характеристиками скоростей течения, глубины и ширины, т.е. чередование перекатов и плесов. Перекаты представляют собой своеобразную структуру, чаще всего – это отмель побочного типа, напоминающая перекошенную вниз по течению песчаную гряду, причлененную к берегу своим широким основанием (Колбовский, Жихарев, 2000). Верхняя часть отмели – “оголовок” – слегка скошена и урезана, нижняя – “ухвостье” – вытянута вниз по течению. Подводное продолжение отмели “ухвостья” и есть собственно перекат. Следовательно, перекат характеризуется малыми глубинами и повышенными скоростями течения. Плес (на очень малых реках – бочаг), напротив, самая глубокая часть реки, характеризующаяся замедленной проточностью.

Изменение режима проточности связано с различными сезонами. Если весенний и осенний сезоны из-за половодья и дождевых паводков характеризуются повышенными скоростями течения, то летом в межень на многих участках течение минимальное или практически отсутствует. Межень изредка нарушают дождевые паводки, на которые малые водотоки, отличающиеся слабой гидрологической инерцией, реагируют резкими, но кратковременными повышениями уровня и расхода воды.

Нарушение режима проточности и морфометрических характеристик участков рек издревле происходило из-за сознательного регулирования поемности и аллювиальности участков долин

человеком. Техническим инструментом хозяйственной деятельности были плотины водяных мельниц (Колбовский, 1994). Наибольший расцвет их строительства приходился на период с конца XVII до середины XIX в. Наиболее часто плотины сооружались на типичных малых реках с шириной русла 15–50 м и малым уклоном русла. Хозяйствовал человек на мельничных прудах “экологически грамотно”, разбирая “сланевые” плотины в периоды половодий, что и позволяло проводить сезонную промывку русла. Уже к концу первой четверти XX в. они потеряли всякое значение. Однако остатки свай и быков до сих пор создают условия для наращивания переката, приобретающего плащеобразную форму.

Малые реки с их небольшими меженными расходами не в состоянии обеспечить потребности населения в воде, так как расход малых рек в межень, как правило, не превышает 10–30 л/с, поэтому водозабор из живого сечения практически невозможен. Водозабор осуществляется преимущественно из крупных рек, в малые же реки происходит водосброс. Таким образом, малые реки являются одновременно и водными артериями, и коллекторами (Третьяков, 1939). Создаются приплотинные водозаборы с малыми водохранилищами. Нередко колхозы и совхозы просто перегораживали и перегораживают русло малой реки, оставляя небольшой водослив. По данным паспортизации малых рек Ярославской обл. на долю таких водохранилищ приходится более 60% от общего их числа. Площадь водохранилищ от 0.62 до 50 га, глубина от 2 до 5 м. “Глухой” характер большинства плотин, в конструкции которых не предусмотрена разборная часть для пропуска ледохода и экстремальных расходов, способствует заилению русел и захламлению плесов и бочагов остатками полуразложившейся вегетативной массы (Жихарев, 2000).

Мелиорация превосходит любые другие хозяйственные мероприятия по масштабу освоений. Как правило, регулирование русел рек вызывает увеличение расходов половодий. Ниже осушаемых участков возникает угроза наводнений. Кроме этого срезка перекатов, углубление русла ведут к понижению уровней при той же водности. Реки остаются многоводными, но менее полноводными в межень. Весной и осенью это бурные потоки, летом они остаются почти без воды, исчезают бочаги, омуты и зимовальные ямы.

Малые реки Верхневолжья впадают в водохранилища волжского каскада и испытывают значительное влияние водорегулирующих мероприятий ГЭС (Иконников, 1981). Со времени заполнения Верхневолжских водохранилищ низовья многих рек нахо-

дятся в постоянном подпоре. В зависимости от общей морфологии долины волна подпора может распространяться от 2 до 40 км вверх по течению реки. Среди абиотических параметров среды, по которым характеризуется своеобразие условий данного биотопа, можно назвать температуру, минерализацию и режим течений. Кроме этого, в зонах подпора регистрируется более раннее наступление биологической весны – в период половодья более теплые талые воды реки заполняют устьевые участки, где температура бывает выше на 8–15 °С, чем в глубоководных участках водохранилища (Рыбинское водохранилище, 1972). В зоне подпора формируются посезонно два типа природно-аквальных комплексов – речной и озерный (Рохмистров, 1973). В целом, сооружение плотин на р. Волге способствовало формированию двух типов русловых местообитаний на малых реках: незарегулированные участки на верхнем, среднем и отчасти нижнем течении рек и участки подпора, отличия которых определяются, прежде всего, гидродинамическим фактором.

Изменение гидрологического режима и морфометрии участков реки в результате строительства плотин происходит не только вследствие деятельности человека. Возведение плотин – естественная реакция бобров на неблагоприятный гидрологический режим водотока. По мере ухудшения условий формы строительной деятельности бобров усложняются и в экстремальных экологических ситуациях “программа” строительного стереотипа проявляется полностью, что позволяет нейтрализовать неблагоприятное влияние внешней среды и стабилизировать энергетический баланс животного (Крапивный, 1982). Происходит резкое падение скорости течения и затопление поймы, а выше бобровых плотин накапливается до 1.0–1.3 тыс.м³ воды (Ставровский и др., 1986).

4.2. ХИМИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ

Малые реки отражают химические особенности местного стока, формирование которого определяется естественными климатическими и почвенно-гидрологическими условиями, антропогенными и зоогенными факторами.

Особенность речного стока – изменение его химических характеристик при смене одной фазы водного режима другой, когда в реке меняется не только расход воды, но и соотношение объемов генетических категорий местного стока (склоновые, поч-

венно-грунтовые, грунтовые воды), обладающих различным химическим составом (Заславская, 1998).

Для лесной зоны наиболее существенны различия в содержании органических веществ. Склоновые воды (поверхностно-склонового и почвенно-поверхностного происхождения) поступают в русловую сеть в период прохождения пика весеннего половодья. Воды почвенно-грунтового происхождения количественно преобладают в русловой сети в переходный период от половодья к летней межени, т.е. во время спада половодья. В периоды резко выраженной летней и зимней межени в речной сети находятся воды грунтового происхождения. Соотношение объемов вод различного генезиса в суммарном стоке для подзоны смешанных лесов следующее: склоновые воды – 50%, почвенно-грунтовые – 27%, грунтовые – 23% (Заславская, 1998). В лесной зоне преобладают поверхностно-склоновые воды. Они характеризуются малой минерализацией (5–100 мг/л) и гидрокарбонатно-кальциевым составом (Заславская, 1998).

Воды почвенно-грунтового происхождения в русловой сети малых рек возникают вследствие дренирования водоносных горизонтов почвенно-грунтовой толщи. Для русловых вод почвенно-грунтового происхождения характерна повышенная по сравнению со склоновыми водами минерализация (для рек лесной зоны она в период спада половодья и паводков не превышает 200 мг/л), существенное преобладание гидрокарбонатов в составе анионов и сравнительно небольшое количество органических веществ.

Доля воды грунтового происхождения значительна в малых реках лесной зоны в период межени, что вызывает увеличение минерализации от 250 до 600 мг/л при резко выраженном преобладании гидрокарбонатных ионов (> 40%-экв.). Органические вещества, содержащиеся в грунтовых водах, существенно трансформированы, что подтверждается низкими значениями перманганатной окисляемости и цветности воды.

Для малых рек характерна изменчивость химического состава воды не только во времени, но и в пространстве. Особенно велика она в период межени (Заславская, 1998). На изменчивость химического стока малых рек оказывают влияние отличия в площадях водосборов. Более распаханый и менее заболоченный участок водосбора, имеющий большую глубину вреза русла, повышает значения многих гидрохимических характеристик – электропроводности, бихроматной и перманганатной окисляемости, содержания натрия, калия, фосфора (Заславская, 1998).

Наиболее существенные изменения гидрохимического режима малых рек происходят в результате антропогенного воздейст-

вия – под влиянием источников загрязнения. Набор загрязняющих веществ и их концентрации определяют качество воды малых рек. Данные индекса загрязненности вод (ИЗВ), приводимых в “Ежегодниках качества воды” показывают, что большинство малых рек волжского бассейна имеют IV и III классы качества воды, т.е. относятся к “загрязненным” и “умеренно-загрязненным” водотокам. Среднегодовая концентрация отдельных загрязняющих веществ (ЗВ) в реках с IV классом качества воды может достигать 5–10 ПДК, а максимальная – значительно превышать 10 ПДК. При III классе качества вод эти превышения составляют соответственно 3–5 и 6–10 ПДК. При аварийных ситуациях в этих реках концентрации отдельных ЗВ могут достигать 100 ПДК.

Поступление в водотоки продуктов разложения минеральных и органических удобрений, продуктов ускоренной эрозии поверхности водосборов, их миграция совместно с почвенно-грунтовыми и поверхностными водами, сброс сточных вод промышленных предприятий и животноводческих стоков определяют возникновение геохимически аномального и отличающегося от фонового химического состава речных вод. В нем отмечается увеличение содержания широкого класса химических элементов, способствующих эвтрофированию. При этом в Ярославской области практически нет рек, не затронутых этим процессом (Рохмистров, 1988). Он характерен в целом для речных систем Российской Арктики, Дальнего Востока и Северного Кавказа, функционирование которых проходит в условиях повышенного содержания биогенных элементов (азот- и фосфорсодержащих соединений), благоприятного для усиления процесса антропогенного эвтрофирования (Коршун, 2000).

Специфическое влияние на гидрохимический режим малых водотоков оказывает пастбищное животноводство. По итогам паспортизации малых рек Ярославского Поволжья более 75% ферм расположены в непосредственной близости к руслу, из них 45% не имеют очистных сооружений. В результате этого стоки попадают в реки прямо с ферм. Органическая масса, разлагающаяся в воде, снижает содержание растворенного кислорода. В меженный период на медленно текущих участках, испытывающих загрязнение, отмечено повышенное содержание растворенного органического вещества (РОВ), превышающее санитарную норму в среднем в 15–30 раз (Гидрохимический бюллетень, 1972–1974, 1981, 1989).

Земледелие, в условиях несоблюдения агротехнических правил – отсутствие севооборотов, сплошная распашка массивов

пойменных земель – приводит к активизации склоновых процессов и оживлению боковой эрозии. Интенсивная химическая денудация с территории распаханых водосборов приводит к накоплению детергентов, пестицидов и гербицидов в водоемах с замедленным водообменом, что также способствует эвтрофированию и нарушению естественного гидрохимического баланса речных вод (Богдановский, 1994).

Большой ущерб малым рекам наносил молевой сплав леса (Джуха, 1982, 1983; Рохмистров, Наумов, 1984). При таком способе транспортировки значительная его часть тонула, образуя на дне водотоков скопления древесины. Утонувший лес подвергался гниению, снижалось качество воды, увеличивалось содержание органических соединений. Разложение целлюлозы нарушало кислородный режим водотока (Метелев, 1971). Несмотря на то, что в 1975 г. молевой сплав был остановлен на всех реках Ярославской области, на дне лесосплавных рек осталось лежать более 30 000 м³ древесины. Из рек области до сих пор не извлечены 5300 м³ затонувшей древесины.

Изменения, вносимые в природный ландшафт долины водотока сельскими поселениями, сравнительно невелики. Значительно больший вред наносится качеству речной воды за счет сброса вод с многочисленных в сельской местности мелких предприятий: масло- и сыродельных заводов, льнозаводов, крахмальных производств, овчинно-шубных и кожевенных предприятий, шерстмоек.

Урбанизация в пределах долин оказывает более ярко выраженный, хотя и локальный эффект. Сброс неочищенных промышленных вод и коммунально-бытовых стоков в городах почти прекращен, но воды, загрязненные нефтепродуктами, свинцом и фенолами, попадают в реки во время экстремальных ливневых стоков.

Наиболее мощный современный фактор воздействия на химический режим малых рек – жизнедеятельность речного бобра. Средняя бобровая семья в течение года выделяет в воду не менее 500 кг метаболитов (моча и экскременты), которые обогащают воду различными минеральными и органическими веществами (Ставровский и др., 1986). Метаболиты бобра незначительно (на 0.1–0.5 pH) изменяют водородный показатель, повышают окисляемость и снижают окислительно-восстановительный потенциал вод (Легейда, Сергиенко, 1981). В небольших водоемах до 15% годового бюджета поступлений азота может происходить за счет экскрементов бобров (Dodds, Castenholz, 1988).

Изучение рек с низким pH показало, что эффект влияния бобровых плотин может простираться на значительные расстояния

вниз по течению (Smith et al., 1991). Содержание кислорода было наименьшим в пруду, возможно из-за разложения накопленной органики. Непосредственно ниже плотины все еще происходило повторное окисление вследствие переноса значительного количества взвеси, а в 2.5 км ниже окисление завершалось, и речные воды снова были насыщены кислородом. При прохождении потока воды через бобровый пруд снижались концентрации O₂, SO₄²⁻ и Al³⁺, а показатели кислото-нейтрализующей емкости, pH, растворенного органического C, F²⁺, Mn²⁺ повышались. Наиболее кислым был участок верхнего течения. В бобровом пруду во время летней межени происходило достоверное снижение кислотности, возможно, вследствие удержания SO₄²⁻, обогащения запруды металлами Fe²⁺, Mn²⁺, Al и освобождения органических кислот. Значительно влияли на химические характеристики воды седименты, но и их динамика в свою очередь находилась под влиянием бобровой плотины. При низком уровне воды больше Fe осаждалось непосредственно ниже плотины, при высоком уровне происходило перераспределение осадков – наивысшие концентрации Fe отмечались в 250 м ниже плотины.

Во второй половине прошлого столетия произошло устойчивое повышение концентрации метана в тропосфере. В это же время отмечен рост бобровых популяций, которые создают условия благоприятные для метаногенеза. Бобровый пруд ежедневно продуцирует метана в 33 раза больше любого другого участка реки (Ford, Naiman, 1988). Столь высокая продукция метана связана с накоплением большого количества седиментов растительного происхождения выше бобровой плотины (примерно в 1000 раз больше руслового участка) и созданием бескислородных условий. Даже упрощенные подсчеты показывают, что 92% продукции метана обследованного водного бассейна было следствием строительной деятельности бобров.

Поскольку бобры создают благоприятные для метаногенеза условия, а уже во второй половине прошлого столетия происходил и рост численности бобровых популяций, и устойчивое повышение концентрации метана в тропосфере, то появилась необходимость оценки роли бобров в глобальном балансе атмосферного метана. Долговременные (46 лет) наблюдения над численностью популяций бобров, изменениями их местообитаний и значением продукции метана модельных поселений показали, что около 1% атмосферного метана современного происхождения выделяется бобровыми прудами в бореальных ландшафтах Северной Америки (Naiman et al., 1991). Однако измерение скорости

выделения метана на двух бобровых запрудах, расположенных в зоне умеренного климата (штат Западная Виргиния, США), дало величину 250 мг $\text{CH}_4/\text{м}^2$ день (Yavitt et al., 1990). На двух бобровых запрудах в штате Нью-Йорк скорость выхода метана в атмосферу составила 150 мг $\text{CH}_4/\text{м}^2$ день, что значительно больше данных, полученных для бореальных ландшафтов – 27 и 78 мг $\text{CH}_4/\text{м}^2$ день (Yavitt et al., 1992). Эти значения показывают, что максимальный выход метана характерен для бобровых запруд умеренного климата. Следовательно, бобровые запруды выделяют в атмосферу метана значительно больше и оценка в 1% явно занижена. Подобного рода расчеты всегда базируются на целом ряде допущений и предположений. Однако важна не только доля атмосферного метана, обязанного своим происхождением бобрам, сколько то, что бобровые запруды умеренного климата рассматривались как пространственный аналог тех экосистем, которые будут в более северных районах при глобальном потеплении климата. Следовательно, бобры не только в состоянии влиять на глобальный баланс атмосферного метана уже сейчас, но могут оказать еще более сильное воздействие по мере потепления и перемещения более южных ветландов на север.

Бобры способствуют и усилению процессов самоочищения. В этом плане интересны результаты исследований влияния комплекса бобровых плотин на качество воды малой реки на засушливом американском Западе. Поскольку основное количество загрязняющих воду веществ поступает в результате эрозии берегов и смыва с водосборного бассейна, наличие комплекса бобровых плотин, где резко снижена скорость течения, и прудов, в которых происходит оседание седимента, приводит к значительному повышению качества воды. Отрезок реки с каскадом бобровых плотин по качественным характеристикам воды резко контрастирует с выше и ниже расположенными участками (Marget et al., 1987).

Таким образом, к числу наиболее мощных факторов, изменяющих морфометрические, гидрологические и химические условия среды, а также увеличивающих мозаичность и контрастность речного русла, относятся естественно-гидрологические, антропогенные и зоогенные.

Глава 5

ВИДОВОЙ СОСТАВ ЗООПЛАНКТОНА МАЛЫХ РЕК БАСЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ. ПОНЯТИЕ ПОТАМОПЛАНКТОНА. ВИДОВОЕ И БИОЦЕНОТИЧЕСКОЕ СХОДСТВО ЗООПЛАНКТОНА МАЛЫХ РЕК И ВОДОЕМОВ

5.1. ВИДОВОЙ СОСТАВ ЗООПЛАНКТОНА МАЛЫХ РЕК БАСЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Целенаправленных исследований видового состава зоопланктона малых рек бассейна Верхней Волги до сих пор не проводилось. Здесь приведены данные собственных наблюдений.

Определение организмов зоопланктона проводили с помощью широко используемых определителей (Рылов, 1948; Кутикова, 1970; Смирнов, 1971; Монченко, 1974; Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части..., 1977; Боруцкий, Степанова, 1991; Определитель пресноводных беспозвоночных..., 1994; Определитель пресноводных беспозвоночных..., 1995).

В результате работы установлено 157 видов планктонных беспозвоночных. Основу фауны составляют коловратки – 76 видов (47.7%) и ветвистоусые ракообразные – 59 видов (37.9%), веслоногих ракообразных отмечено 22 вида (14.4%) (табл. 5).

Коловратки представлены в основном характерными для региона видами, относящимися к 16 семействам. Наибольшим разнообразием отличаются семейства Synchaetidae, Brachionidae, Euchlanidae, Lecanidae, приспособленные к жизни в медленнотекущих водах. Так, *Synchaeta* по бокам коловраточного аппарата имеют ушковидные выросты, и работа сидящих на них длинных ресничек создает мощные водные токи, способствующие быстрому плаванию (Кутикова, 1977). Плавающие-ползающие формы сем. Brachionidae и Euchlanidae в мас-

Таблица 5

Список видов организмов зоопланктона малых водотоков
бассейна Верхней Волги

Вид	Участки малых рек				
	Незарегули- рованные	Загрязняе- мые	Бобровые пруды	Устьевые области	Заросли макрофитов
КЛАСС ROTATORIA					
Отряд Ploimida					
Сем. Synchaetidae					
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof)				+	
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin	+	+	+	+	+
<i>P. major</i> Burckhardt	+	+	+	+	+
<i>P. euryptera</i> Wierzejski			+	+	
<i>P. dolichoptera</i> Idelson	+	+	+	+	+
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrb.	+	+	+	+	+
<i>S. grandis</i> Zacharias	+	+	+	+	+
<i>S. sp.</i>			+	+	
Сем. Trichocercidae					
<i>Trichocerca</i> <i>cylindrica</i> (Imhof)	+	+	+	+	+
<i>T. capucina</i> (Wierzejski et Zacharias)	+	+	+	+	+
<i>T. pusilla</i> (Gosse)	+	+	+	+	+
<i>T. longiseta</i> (Schränk)			+	+	+
<i>T. similis</i> (Wierzejski)	+			+	+
<i>T. sp.</i>				+	+
Сем. Brachionidae					
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse)	+	+	+	+	+
<i>K. quadrata</i> (Müller)	+	+	+	+	+
<i>K. testudo gossei</i> Ahlstrom			+	+	
<i>K. serrulata</i> (Ehrenberg)			+	+	
<i>Kellicottia longispina</i> (Kell.)	+	+	+	+	+
<i>Platylas quadricornis</i> (Ehrenberg)	+	+	+	+	+
<i>P. patulus</i> (Müller)			+		
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg)	+		+	+	+
<i>Brachionus</i> <i>quadridentatus</i> Hermann	+	+	+	+	

Таблица 5 (продолжение)

Вид	Участки малых рек				
	Незарегули- рованные	Загрязняе- мые	Бобровые пруды	Устьевые области	Заросли макрофитов
Сем. Brachionidae					
<i>B. variabilis</i> Hempel			+	+	
<i>B. angularis</i> Gosse	+	+	+	+	
<i>B. rubens</i> Ehrenberg		+			
<i>B. calyciflorus</i> Pallas	+	+	+	+	
<i>B. plicatilis</i> Müller		+			
Сем. Euchlanidae					
<i>Eudactylota</i> <i>eudactylota</i> (Gosse)					+
<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg	+	+	+	+	+
<i>E. incisa</i> Carlin	+	+	+	+	+
<i>E. triquetra</i> Ehrenberg			+		
<i>E. lucksiana</i> Hauer	+		+	+	+
<i>E. deflexa</i> Gosse	+		+	+	+
<i>E. oropha</i> Gosse	+		+	+	
Сем. Conochilidae					
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet	+		+	+	
<i>C. hippocrepis</i> (Schränk)	+		+	+	+
Сем. Asplanchnidae					
<i>Asplanchna herricki</i> Guerne	+		+	+	
<i>A. priodonta</i> Gosse	+		+	+	
<i>A. girodi</i> Guerne	+		+	+	+
Сем. Lecanidae					
<i>Lecane unguolata</i> (Gosse)		+	+	+	+
<i>L. bulla</i> Gosse	+		+		+
<i>L. luna</i> (Müller)	+	+	+	+	+
<i>L. lunaris</i> (Ehrenberg)	+	+	+		+
<i>Lecane cornuta</i> (Müller)	+		+		
<i>L. sp.</i>			+		
<i>Monostyla tethis</i> (Harring et Myers)			+		
<i>M. sp.</i>			+		
Сем. Dicranophoridae					
<i>Dicranophorus</i> <i>forcipatus</i> (Müller)			+	+	+
<i>D. caudatus</i> Ehrenberg	+		+	+	

Таблица 5 (продолжение)

Вид	Участки малых рек				
	Незарегули- рованные	Загрязняе- мые	Бобровые пруды	Устьевые области	Заросли макрофитов
Сем. Trichotriidae					
<i>Trichotria truncata</i> (Whitelegge)	+		+	+	+
<i>T.pocillum</i> Müller	+		+	+	
Сем. Notommatidae					
<i>Notommata copeus</i> Ehrenberg				+	
<i>Enteroplea lacustris</i> Ehrenberg			+		+
<i>Eosphora najas</i> Ehrenberg			+		+
<i>E.ehrenbergi</i> Weber			+		+
<i>Monommata</i> <i>longiseta</i> (Müller)	+		+		+
<i>M.grandis</i> Tessin	+		+		+
<i>Cephalodella</i> <i>catellina</i> Müller	+		+	+	+
Сем. Mytilinidae					
<i>Mytilina mucronata</i> (Müller)	+		+	+	+
<i>M.ventralis</i> Ehrenberg			+		+
Сем. Colurellidae					
<i>Lepadella patella</i> (Müll.)	+	+	+		+
<i>L.ovalis</i> (Müller)			+		+
Сем. Gastropodidae					
<i>Ascomorpha</i> sp.					+
Отряд Monimotrochida					
Сем. Filiniidae					
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg)	+	+	+	+	+
<i>F.major</i> (Cold.)	+		+	+	
Сем. Testudinellidae					
<i>Testudinella patina</i> (Herm.)	+	+	+	+	+
<i>T.parva</i> (Ternetz)			+		+
<i>Proales</i> sp.			+		
Сем. Hexarthridae					
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson)	+				
Отряд Bdelloida					
Сем. Philodinidae					
<i>Rotaria rotatoria</i> Pallas	+	+	+	+	

Таблица 5 (продолжение)

Вид	Участки малых рек				
	Незарегули- рованные	Загрязняе- мые	Бобровые пруды	Устьевые области	Заросли макрофитов
Отряд Bdelloida					
Сем. Philodinidae					
<i>R.neptunia</i> Ehrenberg		+			
<i>Rotaria</i> sp.		+			
<i>Philodina citrina</i> Ehrenberg	+		+		
<i>P.acuticornis</i> Murray					+
КЛАСС CRUSTACEA					
COPEPODA					
Подотряд Calanoida					
Сем. Temoridae					
<i>Eurytemora affinis</i> Poppe				+	+
<i>E.velox</i> Lilljeborg				+	+
Сем. Diaptomidae					
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars)				+	
<i>E.graciloides</i> Lilljeborg				+	
Подотряд Cyclopoida					
Сем. Cyclopidae					
Подсемейство Eucyclopinae					
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer)	+	+	+	+	+
<i>Eucyclops macrurus</i> (Sars)			+		+
<i>E.macruroides</i> (Lilljeborg)	+		+		+
<i>Macrocylops</i> <i>albidus</i> (Jurine)	+	+	+		+
<i>M.fuscus</i> (Jurine)	+	+	+		+
<i>M.distinctus</i> Richard	+	+	+		+
Подсемейство Cyclopinae					
<i>Cyclops sirenuus</i> (Fischer)	+	+	+	+	
<i>C.vicinus</i> Uljanin	+		+	+	+
<i>C.scutifer</i> Sars	+	+	+		
<i>C.insignis</i> Claus		+			
<i>Acanthocyclops</i> <i>vernalis</i> (Fischer)	+		+	+	+
<i>A.viridis</i> (Jurine)	+		+	+	+
<i>Diacyclops</i> <i>bicuspidatus</i> (Claus)	+		+	+	+

Таблица 5 (продолжение)

Вид	Участки малых рек				
	Незарегули- рованные	Загрязняе- мые	Бобровые пруды	Устьевые области	Заросли макрофитов

Подсемейство Cyclopinae

<i>Mesocyclops</i>				+	
<i>leuckarti</i> (Claus)					
<i>Thermocyclops</i>				+	
<i>crassus</i> (Fischer)					
<i>T. oithonoides</i> (Sars)				+	
<i>Microcyclops gracilis</i>			+		+
Lilljeborg					
<i>M. bicolor</i> Sars			+		+

CLADOCERA

Отряд Daphniiformes

Сем. Chydoridae

<i>Acroperus harpae</i>			+	+	+
(Baird)					
<i>Biapetura affinis</i>	+		+	+	+
(Leydig.)					
<i>B. intermedia</i> (Sars)			+		+
<i>Alona</i>	+		+	+	+
<i>quadrangularis</i>					
(Fischer)					
<i>A. guttata</i> Sars	+		+		+
<i>A. rectangula</i> Sars	+		+	+	+
<i>A. costata</i> Sars	+		+		+
<i>Alonella nana</i> (Baird)			+	+	
<i>A. excisa</i> (Fisher)			+	+	
<i>A. exigua</i> (Lill.)			+	+	
<i>Eurycercus</i>			+	+	+
<i>lamellatus</i>					
(O.F. Müller)					
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	+	+	+	+
(O.F. Müller)					
<i>C. gibbus</i> (Richard)			+	+	
<i>C. ovalis</i> Kurz			+	+	
<i>Graptoleberis</i>	+		+		+
<i>testudinaria</i> (Fischer)					
<i>Disparalona rostrata</i>			+		+
(Koch.)					
<i>Camptocercus</i>			+		
<i>lilljeborgi</i> Schoedler					
<i>Ophryoxus gracilis</i>			+		
(Sars)					
<i>Pleuroxus striatus</i>	+	+	+	+	+
Schoedler					
<i>P. truncatus</i>	+	+	+	+	+
(O.F. Müller)					

Таблица 5 (продолжение)

Вид	Участки малых рек				
	Незарегули- рованные	Загрязняе- мые	Бобровые пруды	Устьевые области	Заросли макрофитов

Отряд Daphniiformes

Сем. Chydoridae

<i>P. laevis</i> Sars				+	
<i>P. uncinatus</i> Baird	+			+	+
<i>P. trigonellus</i>	+			+	+
(O.F. Müller)					
<i>P. aduncus</i> (Jurine)	+			+	+
<i>Leydigia leydigi</i>				+	+
(Schoedl.)					
<i>Monospilus dispar</i>				+	+
G. Sars					

Сем. Daphniidae

<i>Daphnia longispina</i>	+			+	
O.F. Müller					
<i>D. galeata</i> G.O. Sars	+			+	
<i>D. hyalina</i> Leydig.				+	
<i>D. cristata</i> G. Sars				+	
<i>D. cucullata</i> G. Sars				+	
<i>D. pulex</i> (De Geer)	+			+	
<i>Scapholeberis</i>	+			+	+
<i>mucronata</i>					
(O.F. Müller)					
<i>Simocephalus vetulus</i>	+			+	+
(O.F. Müller)					
<i>S. exspinosus</i> (Koch)				+	+
<i>S. serrulatus</i> (Koch)				+	+
<i>Ceriodaphnia</i>	+			+	+
<i>pulchella</i> Sars					
<i>C. quadrangula</i>	+			+	+
(O.F. Müller)					
<i>C. reticulata</i> (Jurine)	+			+	+
<i>C. affinis</i> Lilljeborg	+			+	+
<i>C. megops</i> Sars				+	+

Сем. Macrothricidae

<i>Macrothrix laticornis</i>	+			+	+
(Fischer)					
<i>M. hirsuticornis</i>	+			+	+
Norman et Brady					
<i>Acantholeberis</i>	+			+	+
<i>curvirostris</i>					
(O.F. Müller)					
<i>Ilyocryptus agilis</i>				+	
Kurz					

Сем. Bosminidae

<i>Bosmina longirostris</i>	+	+		+	+
(O.F. Müller)					

Таблица 5 (окончание)

Вид	Участки малых рек				
	Незарегули- рованные	Загрязняе- мые	Бобровые пруды	Устьевые области	Заросли макрофитов
Сем. Bosminidae					
<i>B. coregoni</i> Baird				+	
<i>B. crassicornis</i> (P.E. Müller)				+	
<i>B. longispina</i> Leydig.				+	
<i>B. obtusirostris</i> G. Sars	+		+	+	
Сем. Sididae					
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller)			+	+	+
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> Lievin			+	+	+
<i>Limnospina frontosa</i> Sars				+	
<i>Latona setifera</i> (O.F. Müller)			+		+
Сем. Holopedidae					
<i>Holopedium gibberum</i> Zadd.	+		+	+	
Сем. Ilyocryptidae					
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz.			+		+
Сем. Polyphemidae					
<i>Polyphemus pediculus</i> (L.)	++		+	+	+
Сем. Cercopagidae					
<i>Bythotrephes longimanus</i> Leydig.				+	
Сем. Leptodoridae					
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke)				+	
Всего Rotatoria 75	45	28	63	48	44
Всего Copepoda 22	11	7	14	13	14
Всего Cladocera 59	27	4	51	41	36
Всего 156	83	39	128	102	94

се развиваются в местах оседания детрита (плесы, заросли макрофитов).

Среди ветвистоусых ракообразных отмечены представители десяти семейств, однако некоторые из них – Cercopagidae и Leptodoridae – встречены нами только в зонах контакта речных и

водохранилищных вод. Наибольшего разнообразия достигают представители сем. Chydoridae – 26 видов, развивающихся в богатых детритом биотопах – в придонных слоях затишных участков рек и среди зарослей высших водных растений. Благодаря наличию в реках плесов, зарастающих участков и бобровых прудов, велико разнообразие сем. Daphniidae – 15 видов.

Основу разнообразия веслоногих ракообразных составляют представители подотрядов Calanoida и Cyclopoida. Каляниды сосредоточены в заводях со слабым течением и среди зарослей водных растений. Наибольшим разнообразием среди циклопов отличается подсемейство Cyclopinae – 11 видов, среди которых многочисленен род *Cyclops* – 5 видов. По три вида насчитывают представители родов *Eucyclops* и *Macrocyclus*.

При анализе разнообразия зоопланктона в различных биотопах малых рек учитывали виды, отмеченные здесь не менее чем в 10% случаев. Наибольшее количество видов обнаружили в условиях изменения режима проточности – в бобровых прудах и в зонах выклинивания подпора речных вод – 128 и 102 вида соответственно. Наименьшим разнообразием отличаются антропогенно загрязняемые участки, на которых встречено лишь 39 видов зоопланктеров (см. табл. 5).

Полученные данные по фауне зоопланктона малых рек бассейна Верхней Волги нельзя считать исчерпывающими. Дальнейшие исследования способны внести много нового для науки, поскольку практически не изучена многочисленная группа коловраток Bdelloida и более детального анализа требуют коловратки семейств Trichocercidae и Synchaetidae.

5.2. ПОНЯТИЕ ПОТАМОПЛАНКТОНА

Зоопланктон – вторичное звено в трофической цепи водных экосистем – играет большую роль в их структуре и функционировании. Потребляя фито- и бактериопланктон, он принимает участие в процессах самоочищения, является кормовой базой многих видов рыб, а также служит объектом в мониторинге экологического состояния водных объектов разного типа.

В истории развития гидробиологии долгое время существовало мнение, что зоопланктон речных систем, переносимый течением, не образует стабильных групп и не может считаться самостоятельной единицей – потамопланктоном. Поэтому основное внимание в изучении зоопланктона пресных вод уделялось водо-

емам и крупным рекам. Однако к вопросу о понятии потамопланктона обращались многие исследователи, высказывая самые противоречивые мнения.

Один из первых литературных обзоров по зоопланктону водотоков был сделан А.С. Скориковым в 1902 г. (Муравейский, 1960). В нем рассматривались работы В.М. Совинского и Д.Е. Россинского со списком планктеров Днепра.

Н.М. Воронковым в 1909 г. была написана работа “Коловратки Оки и сравнение Окского планктона с планктоном других русских рек”. На основе литературных данных и собственных исследований в работе были сделаны важные выводы о закономерностях структурной организации зоопланктона речных систем. Среди них – преобладание в речном планктоне группы Rotatoria над всеми остальными группами планктеров; разделение рек по типам: реки с планктоном “озерного типа”, “озерно-речного”, “чисто речного” и “болотного” (Муравейский, 1960).

А.С. Скориковым (1904) (по: Муравейский, 1960) отмечалось четыре главных момента, влияющих на состав планктона: 1) происхождение реки, 2) быстрота течения, 3) длина реки, 4) обилие и многоводность притоков.

В 1920-е годы большой вклад в развитие представлений о потамопланктоне и его генезисе был сделан С.Д. Муравейским (1960). В работе, посвященной планктону р. Керженец, им был проведен анализ гидрологических факторов и влияния их на животный планктон, его генезиса от истока к устью. Были сделаны выводы о неравномерности распределения организмов на всем протяжении реки, высоком развитии на некоторых участках, изменению всего характера планктонного комплекса от верхнего течения к нижнему. Исследования роли притоков показали, что вносимые в главную струю планктонные организмы в большинстве случаев не влияют на планктон реки ниже устья притока. Было показано отрицательное действие лишь резких изменений скорости течения. Гораздо большее значение имеет изменение химического состава воды. Этот фактор может действовать двояко: либо на сами планктонные организмы, либо на объекты их питания.

Я.Я. Никитинский в 1909 г., изучая планктон р. Москва, отмечал, что слагается он в основном из организмов, нормально развивающихся и на подводных предметах (Муравейский, 1960). В.П. Балкашина (1923) указывала, что коловратки той же реки, единично представленные в планктоне, встречались в массовых количествах у ее дна. К выводу о влиянии бентических форм на формирование планктона пришел в своей работе и Р.В. Батчер (Butcher, 1932) на примере английских рек.

Наиболее подробно вопрос генезиса потамопланктона был рассмотрен Н.В. Корде (1950). Среди источников формирования реофильного планктона названы следующие: связанные с рекой стоячие водоемы, заводи, рипаль и пойма самой реки, ее притоки. Меньшее внимание уделялось роли организмов речного дна, хотя зависимость между бентосом и планктоном указывалась в ряде работ достаточно детально.

В целом, понятие *потамопланктон* отличается от понятия *стагнирующий планктон*. Под стагнирующим планктоном понимается население толщи воды стоячего водоема, слагающееся из форм, приспособленных к пелагическому образу жизни, под потамопланктоном – комплекс организмов, пребывающих во взвешенном состоянии в потоке речной воды. Слагается потамопланктон из ряда представителей стагнирующего планктона, переносящих условия течения, а также бентических и фитофильных форм, способных увлекаться течением. Организмы реофильного планктона данного участка реки, как правило, не находятся в генетической связи с планктонным населением, жившим здесь в предшествующие отрезки времени, происходя от форм, населявших выпшележащие участки реки или соединенные с ней водоемы. Экосистемы рек уникально организованы. Смена популяций в реофильных сообществах всего планктонного комплекса вниз по течению, равносильна сукцессии с обильным поступлением вещества со стороны периферийных сообществ (Маргалев, 1992).

5.3. ВИДОВОЕ И БИОЦЕНОТИЧЕСКОЕ СХОДСТВО ЗООПЛАНКТОНА

В водоемах существует четкая преемственность между “вчерашним” и “сегодняшним” планктоном, а его жизнь – циклический процесс. Однако считается, что в реках между “вчерашним” и “сегодняшним” планктоном одного и того же поперечного сечения преемственности нет (Маргалев, 1992). Полагают, что жизнь речного планктона – не циклический, а однозначно направленный процесс. Происходит это из-за слабых взаимосвязей в планктоне рек. Но для водной среды, как это следует из работы Ф.Д. Мордухай-Болтовского о понятии *биогидроценоз* (Методика изучения..., 1975), зачастую характерно отсутствие связей между организмами, исключая примеры прямого хищничества, а единство определяется лишь общими требованиями к условиям

среды. При этом группа организмов образует функциональное единство и участвует в круговороте веществ.

Существование планктона в реках вызывает сомнения из-за наличия очень нестабильных гидрологических условий среды. Однако в водохранилищах наблюдается не меньшее воздействие гидродинамических факторов (турбулентность, ветровые и компенсационные течения). Например, при ветре 1.9–2.4 м/с наблюдали дрейфовое течение 5–6 см/с, которое кардинально изменяло состав и количественные характеристики фитопланктона Можайского водохранилища (Гончаров, 2000). При этом ни у кого не возникает сомнения в факте существования планктона в водохранилищах как стабильной группы организмов.

Наши исследования проводятся в водных объектах с нестабильными гидродинамическими условиями. Поэтому в работе рассматриваются изменения видового состава и трофической структуры зоопланктона под воздействием различных возмущений, в том числе и скоростей течения. Общеизвестно, что видовой состав одних сообществ контролируется конкуренцией, других – хищничеством, третьих – возмущениями (Бигон и др., 1989).

Наиболее важен вопрос, насколько стабилен качественный состав и количественное обилие зоопланктона рек. Если зоопланктон рек формируется случайно попавшими в поток организмами, то логично предположить, что в каждый момент его видовой состав должен быть различен. Чтобы ответить на поставленный вопрос, были изучены уровни видового и биоценотического сходства зоопланктона на различных участках малых рек и на участке водохранилища. Исследования проводили в плесе р. Шумаровки, на перекате р. Ильдь, в бобровом пруду р. Шумаровки и на ст. Коприно в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Пробы отбирали в период повышенной проточности после весеннего половодья и в период летней межени. Сбор материала проводили ежедневно с 24 по 29 мая, с 20 по 25 июля 2001 и 2002 гг. по два раза в день. Ограничение времени сборов шестью днями было намеренным, так как в более длительный срок смена видового состава и обилия таких короткоциклового организмов, как зоопланктеры, может определяться естественными изменениями.

В период повышенной проточности величины индексов видового сходства достоверно не отличаются от индексов видового сходства зоопланктона в водохранилище (рис. 2, а).

В меженный период наименьшая стабильность видового состава регистрируется в плесе и на перекате малой реки (см. рис. 2, б). Причиной этого служит большее разнообразие микро-

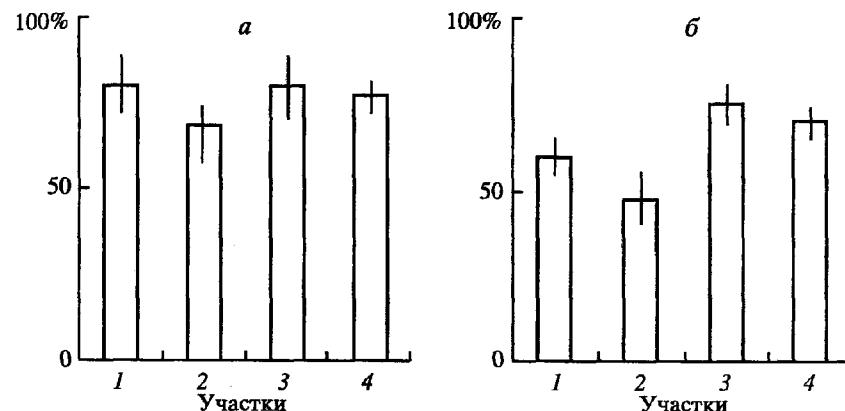


Рис. 2. Средние величины видового сходства зоопланктона (индекс Чекановского-Серенсена, %) в период повышенной проточности (а) и в межень (б)

1 – перекат; 2 – плес; 3 – бобровый пруд; 4 – водохранилище

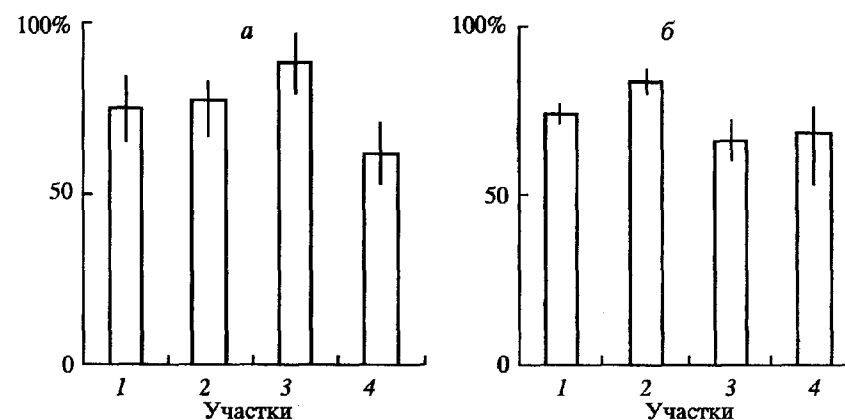


Рис. 3. Средние величины биоценотического сходства зоопланктона (индекс Шорыгина, %)

Обозначения те же, что и на рис. 2

биотопов в плесе, в каждом из которых могут существовать условия для развития тех или иных видов, которые, в свою очередь, формируют и видовой состав зоопланктона перекатов, расположенных ниже по течению.

Количественное обилие видов, формирующих зоопланктон различных участков малых рек, как и зоопланктона водохранилища, характеризуется высоким уровнем биоценотического сходства, о чем свидетельствуют величины индексов (рис. 3).

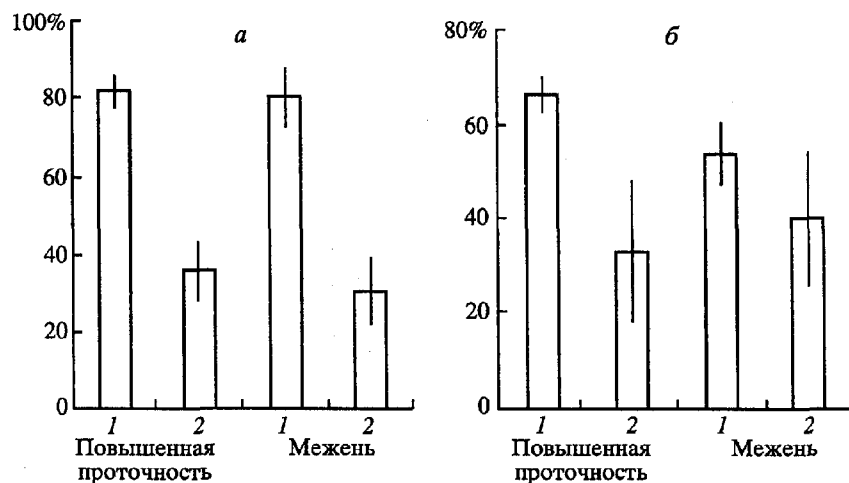


Рис. 4. Видовое (а) и биоценотическое (б) сходство зоопланктона по продольному профилю водохранилища (1) и малой реки (2)

Основываясь на анализе величин уровней видового и биоценотического сходства, можно говорить, что зоопланктон равнинных медленнотекущих малых рек не представляет собой группу организмов, формирующуюся только под влиянием течения, переносающего организмы из участков, расположенных выше. Зоопланктон малых рек характеризуется высоким (даже по сравнению с участками акватории водоема) уровнем различий видового состава и количественного обилия. Это позволяет нам рассматривать зоопланктон в малых реках, как группу гидробионтов, жизнь которой зависит от множества факторов, оказывающих влияние на том или ином участке по продольному профилю водотока.

Причем в период повышенной проточности уровень биоценотического сходства в водохранилище был ниже, чем в плесе и бобровом пруду.

Таким образом, можно утверждать, что между “вчерашним” и “сегодняшним” зоопланктоном исследованных участков малой реки существует четкая преемственность, не имеющая кардинальных отличий от связей в водохранилище.

Считается, что зоопланктон каждого участка малой реки формируется в основном под влиянием организмов вышележащих участков. Следовательно, можно предположить, что уровень сходства между зоопланктоном по продольному профилю водотока будет гораздо выше, чем по профилю акватории водоема.

Для проверки этой гипотезы изучали видовое и биоценотическое сходство между зоопланктоном участков по продольному профилю р. Ильди (данные за май и июль 2001 г.; протяженность реки 46 км) и между зоопланктоном по продольному профилю Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища (данные за май и июль 1994 г.; протяженность участка 60 км).

Малая река по продольному профилю характеризуется большим разнообразием биотопов, вследствие чего зоопланктон отличается высокими (даже по сравнению с участками акватории водохранилища) различиями, причем по уровню видового и биоценотического сходства в период повышенной проточности эти различия достоверны (рис. 4).

Глава 6

ЗООПЛАНКТОН ФОНОВЫХ БИОТОПОВ МАЛЫХ РЕК

Даже поверхностное знакомство с любым малым водотоком убеждает исследователя в том, что река складывается из множества биотопов, характеризующихся в первую очередь различной проточностью.

Ранее (Цимдинь и др., 1985; Illies, 1958) на малых реках по скорости течения были выделены две группы биотопов: медленнотекущие участки со скоростью течения менее 0.2 м/с и быстротекущие – скорость течения выше 0.3 м/с. На медленнотекущих участках условия жизни гидробионтов могут быть приравнены с таковым в “стоячих” водоемах (Цимдинь, 1989б). При таких скоростях течения оседают органические остатки, а органический ил формирует биологически богатую среду (Сытник и др., 1987). На быстротекущих участках процессы транспорта веществ преобладают над накоплением.

Различия гидрологических характеристик наблюдаются на любых участках рек, в том числе и на тех, которые образованы антропогенными и зоогенными нарушениями. Но чтобы выделить особенности видового состава и трофической структуры зоопланктона в условиях воздействия антропогенного эвтрофирования и жизнедеятельности животных, необходимо определить некую “норму”, для чего и были проведены исследования на фоновых участках рек.

В качестве фоновых выделены биотопы с различными морфометрическими и гидрологическими характеристиками, на которых развитие животного и растительного населения определяется фенологическими и гидрологическими особенностями того или иного сезона, но не зависит от влияния антропогенных или зоогенных факторов. Были выделены следующие основные относительно ненарушенные биотопы малых рек:

1. Быстротекущие участки, на которых большую часть вегетационного периода скорость течения превышает 0.3 м/с;

2. Медленнотекущие участки рек, где скорость течения не превышает 0.2 м/с (за исключением паводковых периодов), которые, в свою очередь находятся:

- под пологом леса,
- на открытом пространстве (луга),
- на открытом пространстве и зарастают макрофитами.

Возникновение таких биотопов определяется гидродинамическими свойствами потока, подстилающими породами, морфометрией окружающего ландшафта. Это не исключает того, что плесы могут находиться на месте бывших водяных мельниц, разрушенных несколько десятков лет назад, либо на месте брошенных бобровых прудов. Зарастающие участки могли возникнуть вследствие ранее интенсивной распашки земель, смыва в реку минеральных, органических и биогенных веществ. Быстротекущие участки могли также образоваться в результате спрямления русла, строительства мостов, разрушения бобровых или антропогенных плотин.

6.1. СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ ЗООПЛАНКТОНА НА ФОНОВЫХ БИОТОПАХ МАЛЫХ РЕК

Исследования были проведены в 1990–1995 и 1999–2001 гг. на различных участках рек Некоузского района Ярославской области – Латка, Ильдь, Шумаровка, Сутка. Пробы отбирали 2–4 раза в месяц в течение всего вегетационного периода. Кроме этого были привлечены результаты непериодических исследований на 25 водотоках Ярославской, Тверской, Костромской, Вологодской областей. Всего было проанализировано 223 пробы с медленнотекущих участков (65 проб с участков, закрытых пологом леса, 96 проб с открытых ландшафтов, 62 пробы с участков, зарастающих макрофитами) и 87 проб с быстротекущих участков.

К вопросу об определении циклической (сезонной) сукцессии зоопланктона малых рек

Понятие сукцессии достаточно разработано, однако существует неопределенность в вопросе, считать ли сукцессией сезонное развитие зоопланктона рек.

С нашей точки зрения пусковым механизмом сукцессии служит какое-либо нарушение. В случае первичных сукцессий – возникновение какой-то новой территории (песчаные дюны, застывшая лава, карстовый провал и образование озера) или субстрата (экскременты животных, упавшее дерево). При вторичных сук-

цессиях процесс начинается в результате частичного или полного уничтожения части территории (пожар или вырубка леса, паводок), на которой сохраняется часть прежней биологической информации – семена, споры, диапазирующие организмы.

Если возмущающий фактор, после которого начинается развитие биоценозов, проявляется с определенной периодичностью, то говорят о циклической сукцессии. Она является биологическим следствием воздействия природно-климатического фактора, внешнего по отношению к биоценозу. При циклических сукцессиях не биоценозы изменяют среду обитания, а именно изменчивость физической среды является фактором, обуславливающим смену сообществ в биоценозах при разных фазах природного цикла.

В реках начало сукцессии зоопланктона определяет окончание весеннего половодья. Периодичность воздействия этого фактора позволяет нам определить сукцессию животного населения планктона в реках, как циклическую.

Терминальным, или стабильным, состоянием сукцессионной серии является климаксное сообщество. Однако реки существуют долго не как климаксовые, а как предклимаксовые (по Беклемишеву (1956) – суперклимаксовые) системы, удерживающиеся на уровне зрелой юности. Механизмом, поддерживающим систему реки на этом уровне, выступает импульсно-стабилизирующий фактор – половодье. Этот фактор с определенной периодичностью возвращает систему на начальные стадии развития и одновременно служит “пусковым механизмом” начала нового цикла развития.

Такой взгляд полностью согласуется с определением В.Ф. Левченко и Я.И. Старобогатова (1990), по которому классический сукцессионный процесс, при котором видовые популяции организмов и типы функциональных связей между ними закономерно, периодически и обратимо сменяют друг друга. Такой субциклический процесс может продолжаться неопределенно долго, если внешние по отношению к экосистеме условия сохраняются, а среда обладает свойством к самовосстановлению. К этому процессу относятся сезонные изменения экосистемы реки. Периоды разрушения и восстановления среды в этом случае одинаковы. На макроуровне существует устойчивость системы, а в более мелком временном и пространственном масштабах – цикличность и изменчивость.

Таким образом, для зоопланктона малых рек характерна вторичная циклическая (сезонная) сукцессия, а возмущающий фактор – половодье – в геологическом масштабе неопределенно долго поддерживает суперсистему реки на стадии зрелой юности.

6.1.1. Зоопланктон быстротекущих участков

В мае скорость течения на быстротекущих участках исследованных водотоков была в среднем 0.33 м/с, температура воды 7.3 °С. Отмечено максимальное в течение вегетационного периода содержание кислорода и высокое содержание органических веществ (табл. 6).

Основу зоопланктона по численности составляли коловратки, по биомассе обилие коловраток и веслоногих ракообразных было примерно одинаковым (рис. 5, а, б). Среди доминирующих организмов отмечены *Kellicottia longispina*, *Notholca acuminata*, *Euchlanis dilatata*, *Trichotria truncata*, *Synchaeta pectinata* и ювенильные стадии Cyclopoida. Общая численность зоопланктона составила в среднем 1.63 тыс. экз/м³, биомасса – 0.002 г/м³ (рис. 5, в). В трофической структуре наибольшего обилия достигали вертикаторы (см. рис. 5, г). Основу видового разнообразия составляли коловратки, зоопланктон находился в крайне нестабильных условиях, о чем свидетельствовали низкие величины индексов Шеннона (табл. 7).

В июне скорость течения снижалась в среднем до 0.25 м/с, температура воды повышалась до 13.9 °С. Наблюдалось падение содержания кислорода и увеличение количества органических веществ (см. табл. 6). Ведущая роль в численности и биомассе зоопланктона принадлежала веслоногим ракообразным (см. рис. 5, а, б). Доминировали науплиусы и копепоиды Cyclopoida, веслоногие родов *Acanthocyclops*, *Eucyclops*, коловратки родов *Euchlanis*, *Keratella*, *Notholca*, а также Cladocera – представители

Таблица 6
Средние величины физико-химических параметров воды быстротекущих участков

Месяц	T, °C	V, м/с	O ₂ , мг/л	O ₂ , %	ПО, мгО/л	ХПК, мгО/л	БПК ₅ , мгО ₂ /л
Май	7.3	0.33	10.28	97.67	12.08	31.58	2.45
Июнь	13.9	0.25	5.59	62.33	19.26	41.44	2.26
Июль	16.1	0.21	7.02	88.33	9.25	26.44	1.10
Август	16.4	0.20	7.86	71.00	6.40	17.96	1.13
Сентябрь	10.2	0.26	7.53	63.67	6.30	19.70	1.52
Октябрь	5.8	0.29	8.63	67.33	9.27	18.27	1.67

Примечание (здесь и далее). Т – температура воды; V – скорость течения; O₂ – растворенный кислород; ПО – перманганатная окисляемость; ХПК – химическое потребление кислорода; БПК₅ – биохимическое потребление кислорода за 5 суток.

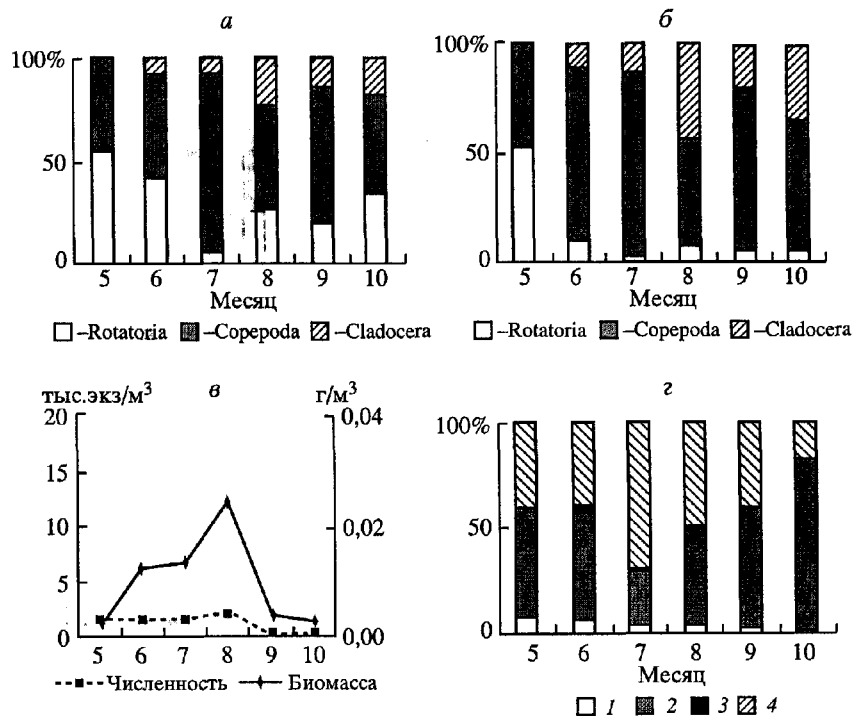


Рис. 5. Количественное обилие и трофическая структура зоопланктона быстротекущих участков малых рек. Соотношение таксономических групп зоопланктона от общей численности (а), от общей биомассы (б); численность и биомасса (в); соотношение экологических групп (г) зоопланктона

1 – добывающие пищу в толще воды; 2 – с поверхности субстрата; 3 – прикрепленные; 4 – смешанная группа ювенильных стадий циклопов

сем. Chydoridae. Численность организмов оставалась примерно на том же уровне, что и весной, но биомасса увеличивалась в 5.5 раз (см. рис. 5, в). Изменений в трофической структуре по сравнению с весенним сезоном не наблюдалось (рис. 5, г). Регистрировалось увеличение числа видов за счет кладоцер, а также увеличение индексов Шеннона (см. табл. 7).

В июле скорость течения снижалась в среднем до 0.21 м/с, температура воды повышалась до 16.1 °C (см. табл. 6). Ведущее положение по численности и биомассе занимали веслоногие ракообразные при доминировании ювенильных стадий циклопов *Eucyclops serrulatus*, *Acanthocyclops vernalis* (рис. 5, а, б). Численность и биомасса зоопланктона практически не изменялись (см.

Таблица 7

Видовое разнообразие зоопланктона быстротекущих участков

Месяц	Число видов				Индекс Шеннона	
	Rotatoria	Copepoda	Cladocera	Всего	H_N	H_B
Май	3	1	0	4	1.31	1.08
Июнь	3	1	2.5	6.5	2.37	1.73
Июль	2	2	2.5	6.5	2.22	2.17
Август	3.5	2	4.5	10	2.65	2.83
Сентябрь	3.5	2	2.0	7.5	2.20	2.40
Октябрь	3.5	2	2.0	7.5	2.49	1.46

рис. 5, в). В трофической структуре доминировали вертикаторы и вторичные фильтраторы, добывающие пищу с поверхности субстрата (см. рис. 5, г). В связи с началом меженного периода регистрировалось повышение индексов видового разнообразия (см. табл. 7).

В августе скорость течения фактически не менялась и составляла в среднем 0.2 м/с, температура воды 16.4 °C (см. табл. 6). По численности зоопланктон был представлен веслоногими, но по биомассе заметно возрастала доля ветвистоусых ракообразных (см. рис. 5, а, б). Доминировали представители родов *Keratella*, *Euchlanis*, *Eucyclops*, сем. Chydoridae, ювенильные стадии циклопов. Величины численности и биомассы зоопланктона увеличивались в среднем в 1.5 и 1.9 раз соответственно (см. рис. 5, в). Среди экологических групп сокращалось обилие смешанной по способу передвижения и питания группы науплиусов и копепоидов Cyclopoida, увеличивалась доля вертикаторов и вторичных фильтраторов, добывающих пищу на поверхности субстрата (см. рис. 5, г). Число видов и величины индексов Шеннона были максимальными в течение всего вегетационного периода (см. табл. 7).

В сентябре скорость течения повышалась в среднем до 0.26 м/с, температура воды снижалась до 10.2 °C (см. табл. 6). В зоопланктоне возрастала доля веслоногих ракообразных, резко сокращались численность и биомасса всей группы организмов – в среднем в 7.0 и 6.5 раз соответственно (см. рис. 5, а–в). Доминировали представители родов *Chydorus*, *Pleuroxus*, *Eucyclops*, *Acanthocyclops*, *Euchlanis*. В трофической структуре ведущее положение занимали ползающе-плавающие вторичные фильтраторы (см. рис. 5, г). Уменьшалось число видов за счет сокращения разнообразия Cladocera, снижались величины индексов Шеннона (см. табл. 7).

В октябре скорость течения повышалась в среднем до 0.29 м/с, температура воды снижалась до 5.8 °С (см. табл. 6). Основу численности и биомассы зоопланктона составляли веслоногие ракообразные за счет ювенильных стадий и взрослых особей *Euscyclops*, однако по биомассе возрастала доля ветвистоусых ракообразных за счет доминирования Chydoridae (см. рис. 5, а, б). Численность и биомасса сокращались в 1.1 и 1.4 раза (см. рис. 5, в). Основу трофической структуры составляли вертикаторы, вторичные фильтраторы и собиратели-эврифаги, фито-детритофаги (см. рис. 5, г).

Следовательно, на быстротекущих участках малых рек большую часть вегетационного периода основу зоопланктона составляют веслоногие ракообразные, лишь весной и осенью увеличивается обилие коловраток, а в период летней межени – кладоцер. Максимального количественного обилия и видового разнообразия зоопланктон достигает в летнюю межень. Основу трофической структуры составляют организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата.

6.1.2. Зоопланктон закрытых пологом леса медленнотекущих участков

На медленнотекущих участках рек закрытых пологом леса в конце мая скорость течения составляла в среднем 0.18 м/с, температура воды – 9.3 °С. Содержание кислорода было максимальным за вегетационный период (табл. 8).

Основу зоопланктона по численности (88.0%) и по биомассе (82.8%) составляли веслоногие ракообразные (рис. 6, а, б) за счет доминирования науплиусов и копеподитов. Численность зоопланктона была в среднем 0.5 тыс. экз/м³, биомасса – 0.003 г/м³

Таблица 8

Средние величины основных химических параметров воды медленнотекущих участков

Месяц	T, °С	V, м/с	O ₂ , мг/л	O ₂ , %	ПО, мгО/л	ХПК, мгО/л	БПК ₅ , мгО ₂ /л
Май	9.3	0.18	11.84	108	10.37	18.55	1.65
Июнь	14.8	0.09	8.56	87	5.58	42.48	2.10
Июль	16.3	0.04	8.20	81	9.25	74.40	3.21
Август	17.4	0.06	8.84	78	5.29	7.68	1.70
Сентябрь	10.2	0.10	9.22	76	10.72	20.80	4.10
Октябрь	6.5	0.14	9.30	73	3.70	37.70	1.30

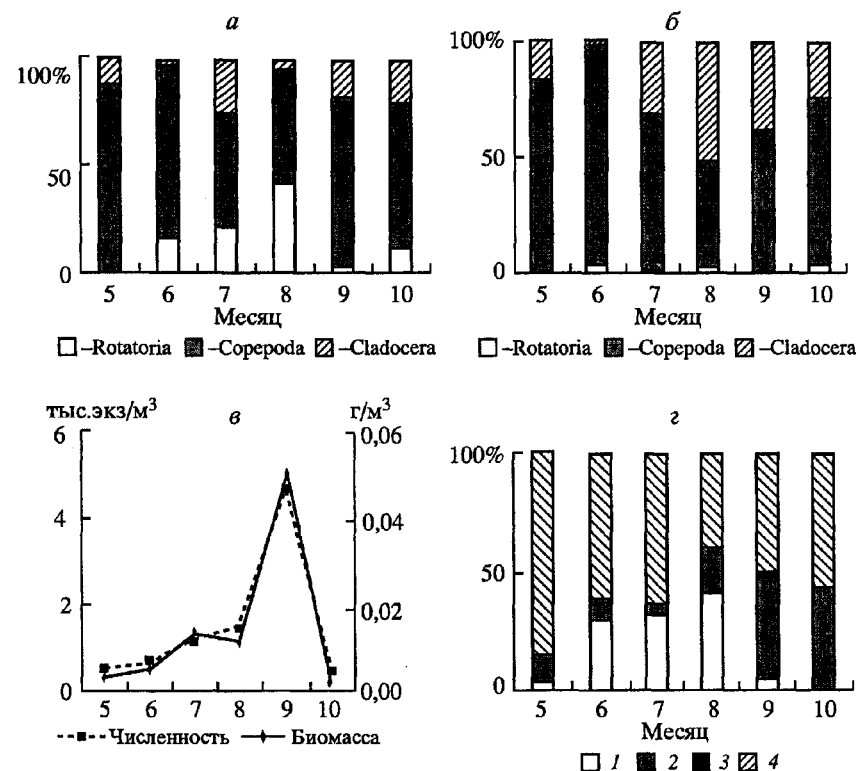


Рис. 6. Количественное обилие и трофическая структура зоопланктона медленнотекущих участков, закрытых пологом леса
Обозначения те же, что и на рис. 5

(см. рис. 6, в). В трофической структуре доминировали смешанная группа ювенильных стадий *Cyclopoida* и вторичные фильтраторы, добывающие пищу с поверхности субстрата. В среднем отмечалось всего два вида зоопланктеров, что наряду с низкими величинами индексов Шеннона свидетельствовало о крайне нестабильном гидрологическом режиме, оказывающем влияние на развитие зоопланктона (табл. 9).

В июне скорость течения снижалась в среднем до 0.09 м/с, температура воды повышалась до 14.8 °С. Количественное обилие зоопланктона возрастало в среднем в 1.3 по численности и в 1.7 раза по биомассе (см. рис. 6, в). Основу составляли веслоногие ракообразные – 81.7% от общей численности и 96.6% от общей биомассы, но одновременно возрастала доля коловраток (см. рис. 6, а, б). По численности доминировали *Keratella quadrata*, *Euchlanis dilatata*, *Notholca acuminata*, науплиусы и копеподиты

Таблица 9

Видовое разнообразие зоопланктона медленнотекущих участков под пологом леса

Месяц	Число видов				Индекс Шеннона	
	Rotatoria	Copepoda	Cladocera	Всего	H_N	H_B
Май	0	1	1	2	1.26	1.93
Июнь	3	2	1	6	2.37	1.67
Июль	2	2	3	7	2.23	2.11
Август	4	1	2	7	2.38	2.12
Сентябрь	2	2	3	7	1.96	2.34
Октябрь	1	1	1	3	1.66	1.76

циклопов, по биомассе – *E. dilatata*, *Acanthocyclops vernalis*, а также науплиусы и копепоиды циклопов. Основу трофической структуры составляли животные, добывающие пищу в толще воды (см. рис. 6, г). Число видов возрастало в среднем втрое, а основу видового разнообразия составляли коловратки (табл. 9). Наблюдалось выравнивание зоопланктона по численности.

В июле скорость течения составляла в среднем 0.04 м/с, температура воды 16.3 °С. Содержание кислорода в воде снижалось, но возрастало количество органических веществ (см. табл. 8).

Численность зоопланктона увеличивалась в 1.8, а биомасса в 2.6 раза (см. рис. 6, в). Основу численности и биомассы составляли веслоногие ракообразные – 53.8 и 68.4% соответственно, но наблюдалось увеличение обилия ветвистоусых рачков (см. рис. 6, а, б). Доминировали по численности *Keratella quadrata*, *Kellicottia longispina*, науплиусы циклопов, по биомассе – *Ceriodaphnia reticulata*, науплиусы и копепоиды Cyclopoida. Среди экологических групп оставалась высокой доля организмов, добывающих пищу в толще воды (см. рис. 6, г). Увеличивалось число видов и величины индексов Шеннона, свидетельствовавшие о выравнивании зоопланктона (см. табл. 9).

В августе скорость течения была в среднем 0.06 м/с, температура воды 17.4 °С. Численность и биомасса зоопланктона фактически не изменялись (см. рис. 6, в), однако увеличивалось обилие ветвистоусых ракообразных, достигая максимальных в вегетационный период величин (см. рис. 6, а, б). По численности доминировали копепоиды и взрослые особи *Eucyclops serrulatus*, *Notholca acuminata*, по биомассе – *E. serrulatus*, *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia reticulata*. В трофической структуре наибольшего обилия в вегетационный период достигали организмы, добывающие пищу в толще воды (см. рис. 6, г). Кроме этого, вследствие

накопления органических веществ увеличивалась доля организмов, добывающих пищу с поверхности субстрата. За счет возрастания разнообразия коловраток число видов оставалось высоким (см. табл. 9). Отмечены максимальные в вегетационный период величины индексов Шеннона.

В сентябре скорость течения составляла в среднем 0.10 м/с, температура воды 10.2 °С. Наблюдалось увеличение содержания органических веществ (см. табл. 8). Количественное обилие зоопланктона было максимальным в вегетационный период (см. рис. 6, в). По численности (79.1%) и по биомассе (61.1%) преобладали веслоногие ракообразные, однако высокой оставалась доля ветвистоусых ракообразных в общей численности (17.5%) и биомассе (38.3%) (см. рис. 6, а, б). Доминировали представители родов *Eucyclops*, *Chydorus*, *Pleuroxus*. В структуре экологических групп резко сокращалось обилие организмов, добывающих пищу в толще воды, и в связи с накоплением за вегетационный период органических веществ увеличивалась доля вертикаторов и вторичных фильтраторов, добывающих пищу с поверхности субстрата (см. рис. 6, г). Число видов не менялось, но было отмечено снижение разнообразия коловраток и увеличение кладоцер (см. табл. 9). Индекс Шеннона, рассчитанный по численности, свидетельствовал о начавшейся перестройке зоопланктона, но при этом фиксировались максимальные величины индекса, рассчитанного по биомассе.

В октябре скорость течения составляла в среднем 0.14 м/с, температура воды 6.5 °С. Количественное обилие зоопланктона сокращалось до уровня, наблюдаемого весной (см. рис. 6, в). Отмечалось незначительное снижение доли кладоцер и увеличение доли коловраток (см. рис. 6, а, б). Среди доминантов были науплиусы, копепоиды и взрослые особи *Eucyclops*, а также *Chydorus sphaericus*, *Testudinella patina*. В трофической структуре максимального обилия достигали организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата (см. рис. 6, г). Резко сокращались число видов и выравнивалась зоопланктона (см. табл. 9).

Таким образом, максимума выравнивания и видового разнообразия зоопланктон медленнотекущих участков под пологом леса достигает в летние месяцы, а наибольшего количественного обилия – в начале осени, чему способствует накопление органических веществ в течение вегетационного периода и увеличение освещенности участков вследствие листопада. Ведущее положение, как по численности, так и по биомассе принадлежит веслоногим ракообразным, лишь во второй половине лета возрастает доля ветвистоусых. Трофическая структура в весенний и осенний

сезоны складывается в основном за счет вертикаторов и вторичных фильтраторов, добывающих пищу с поверхности субстрата. Увеличение обилия животных, добывающих пищу в толще воды, – первичных фильтраторов и вертикаторов – наблюдается в период летней межени.

6.1.3. Зоопланктон медленнотекущих открытых участков

Весной на медленнотекущих открытых участках малых рек скорость течения была в среднем 0.14 м/с, температура воды – 9.5 °С. Наблюдалось максимальное содержание кислорода (табл. 10).

Основу зоопланктона по численности составляли коловратки – в среднем 77.3% (рис. 7, а), по биомассе соотношение всех групп зоопланктеров было примерно одинаковым (см. рис. 7, б). Среди доминирующих видов отмечены коловратки р. *Euchlanis*, ювенильные стадии *Cyclopoida*, ветвистоусые ракообразные сем. *Chydoridae*. Численность и биомасса зоопланктона были в среднем 6.6 тыс. экз/м³ и 0.02 г/м³ (см. рис. 7, в). В трофической структуре преобладали организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата и в толще воды (см. рис. 7, г). Наибольшего разнообразия достигали коловратки (табл. 11). Величина индекса Шеннона, рассчитанного по биомассе, свидетельствовала о выравнивании, по численности – о процессе формирования зоопланктона.

В июне скорость течения снижалась в среднем до 0.09 м/с, температура воды повышалась до 13.2 °С. Отмечены увеличение содержания органических веществ и падение содержания в воде кислорода (см. табл. 10). По численности и биомассе первенствовали веслоногие ракообразные (см. рис. 7, а, б). Доминировали

Таблица 10

Средние величины основных химических параметров воды открытых медленнотекущих участков

Месяц	T, °С	V, м/с	O ₂ , мг/л	O ₂ , %	ПО, мгО/л	ХПК, мгО/л	БПК ₅ , мгО ₂ /л
Май	9.5	0.14	7.87	72.50	13.28	30.63	1.52
Июнь	13.2	0.09	5.81	56.00	18.52	36.16	2.27
Июль	16.9	0.03	7.14	67.00	8.87	21.40	2.28
Август	18.2	0.04	5.85	51.00	7.17	27.65	1.90
Сентябрь	10.1	0.09	5.60	48.00	7.07	23.58	1.05
Октябрь	6.1	0.12	6.11	53.00	10.46	31.32	1.80

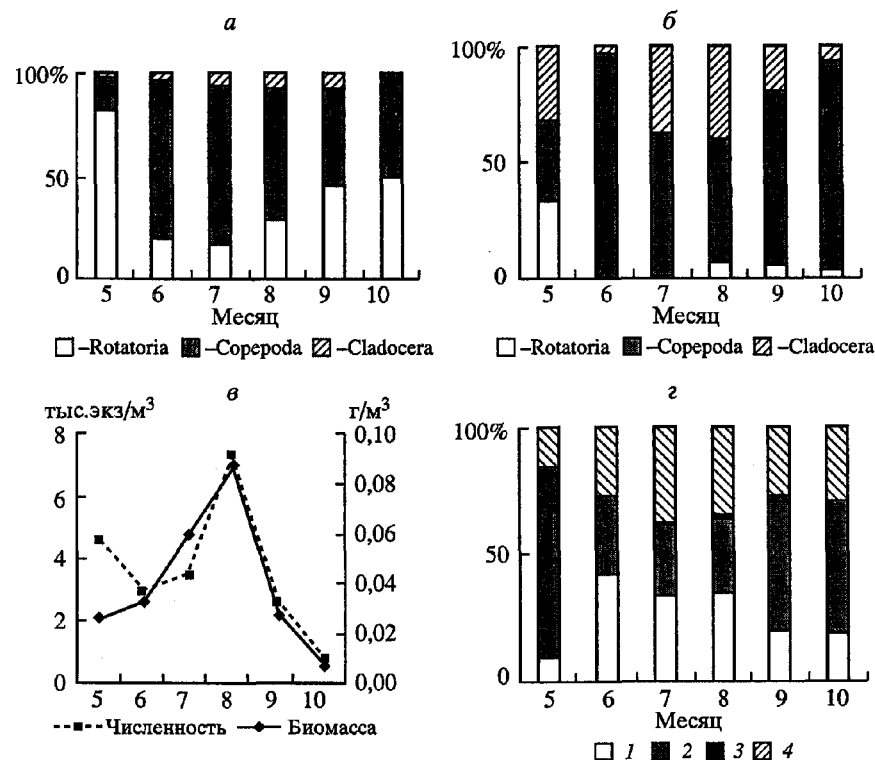


Рис. 7. Количественное обилие и трофическая структура зоопланктона открытых медленнотекущих участков
Обозначения те же, что и на рис. 5

науплиусы, копеподиты и взрослые особи веслоногих рачков родов *Acanthocyclops*, *Macrocyclops*, а также представители ветвистоусых – р. *Ceriodaphnia*. Численность сокращалась в 1.5 раза, но биомасса за счет ракообразных увеличивалась в среднем в 1.3 раза. Основу трофической структуры составляли организмы, добывающие пищу в толще воды (см. рис. 7, г). Отмечено максимальное число видов, большие величины индекса Шеннона, рассчитанного по численности и малые величины – по биомассе (см. табл. 11).

В июле скорости течения снижались в среднем до 0.03 м/с, температура воды увеличивалась до 16.9 °С. В зоопланктоне ведущее положение занимали веслоногие ракообразные, однако в 13.2 раза увеличивалась доля ветвистоусых (см. рис. 7, а, б). Вследствие чего по сравнению с началом лета наблюдалось повышение численности и биомассы зоопланктона – в среднем в 1.4

Таблица 11

Видовое разнообразие зоопланктона открытых медленнотекущих участков

Месяц	Число видов				Индекс Шеннона	
	Rotatoria	Copepoda	Cladocera	Всего	H_N	H_B
Май	4	1	2.5	7.5	1.57	2.15
Июнь	4	3	4	11	2.60	1.12
Июль	1.5	2	3.5	7	2.17	2.09
Август	3.5	1.5	3.5	8.5	2.39	2.21
Сентябрь	5.5	1.5	2.5	9.5	2.86	2.22
Октябрь	2.5	1.5	1	5	1.97	0.89

и 1.9 раз (см. рис. 7, в). Доминировали представители родов *Ceriodaphnia*, *Daphnia*, *Pleuroxus*, *Acanthocyclops*. В трофической структуре наибольшего обилия достигали ювенильные стадии циклопов и организмы, добывающие пищу в толще воды (см. рис. 7, г). Зарегистрировано сокращение числа видов, отмечена высокая выравненность зоопланктона по численности и биомассе (см. табл. 11).

В августе скорости течения составляли в среднем 0.04 м/с, температура воды 18.2 °С. Ведущее положение в зоопланктоне сохраняли веслоногие ракообразные, однако увеличивался вклад коловраток в общую численность и биомассу, ветвистоусых – в общую биомассу (см. рис. 7, а, б). По численности доминировали представители родов *Euchlanis*, *Notholca*, ювенильные стадии Cyclopoida, по биомассе – *Pleuroxus*, *Chydorus*, *Ceriodaphnia*. В связи с накоплением органических веществ в течение вегетационного периода в трофической структуре ведущее положение занимали вторичные фильтраторы, добывающие пищу с поверхности субстрата (см. рис. 7, г). Увеличивалось число видов коловраток, и возрастали величины индексов видового разнообразия (см. табл. 11).

В сентябре скорость течения была в среднем 0.09 м/с, температура воды 10.1 °С. По численности в зоопланктоне отмечалось повышение обилия коловраток, по биомассе – снижение доли ветвистоусых и повышение доли веслоногих ракообразных (см. рис. 7, а, б). Резко сокращались численность и биомасса зоопланктона – в 2.8 и 3.2 раза соответственно (см. рис. 7, в). По численности доминировали коловратки родов *Euchlanis*, *Synchaeta*, *Trichocerca*, по биомассе – *Eucyclops*, *Macroscyclops*, *Pleuroxus*, *Chydorus*. Основу трофической структуры составляли вторичные фильтраторы, добывающие пищу с поверхности субстрата (см.

рис. 7, г). Возрастало число видов коловраток, и были отмечены максимальные в вегетационный период величины индексов Шеннона (см. табл. 11).

В октябре скорости течения возросли в среднем до 0.12 м/с, температура воды снизилась до 6.1 °С. По численности в зоопланктоне доминировали коловратки и веслоногие ракообразные, по биомассе – веслоногие (см. рис. 7, а, б). Количественное обилие зоопланктона снизилось до минимальных за вегетационный период величин (см. рис. 7, в).

В зоопланктоне, судя по обилию экологических групп, преобладали вертикаторы и вторичные фильтраторы, добывающие пищу с поверхности субстрата (см. рис. 7, г) за счет массового развития родов *Euchlanis*, *Trichocerca*, *Trichotria*, *Lecane*, представителей сем. Chydoridae. Было отмечено снижение числа видов, а по уменьшению индексов Шеннона можно сказать, что зоопланктон находился в стадии угасания перед зимним периодом (см. табл. 11).

Таким образом, наибольшего видового разнообразия и выравненности зоопланктон медленнотекущих открытых участков достигает летом и в начале осени, максимального количественного обилия – в конце лета. Основу зоопланктона составляют веслоногие ракообразные, однако летом регистрируется увеличение доли ветвистоусых ракообразных в общей биомассе, а осенью – доли коловраток в общей численности. В трофической структуре весной и осенью преобладают животные, добывающие пищу с поверхности субстрата, летом максимального обилия достигают организмы, добывающие пищу в толще воды.

6.1.4. Зоопланктон открытых медленнотекущих зарастающих макрофитами участков

Исследовались участки реки со сложным типом зарастания смешанного подтипа (Колбовский, Жихарев, 2000). По степени зарастания выделяли следующие типы участков рек: *сильно заросшие* (площадь зарослей от общей площади исследуемого участка акватории составляла 41–65%), *очень сильно заросшие* (66–95%) и *сплошь заросшие* (96–100%) (Папченков, 2001). Весной скорость течения составляла в среднем 0.1 м/с, температура воды 9.9 °С. Как и на других участках, весной отмечено максимальное в вегетационный период содержание кислорода (табл. 12).

Основу численности зоопланктона составляли веслоногие ракообразные за счет доминирования ювенильных стадий и взрослых особей представителей родов *Eucyclops*, *Acanthocyclops* и

Таблица 12

**Средние величины основных химических параметров воды
открытых медленнотекущих зарастающих макрофитами участков**

Месяц	T, °C	V, м/с	O ₂ , мг/л	O ₂ , %	ПО, мгО/л	ХПК, мгО/л	БПК ₅ , мгО ₂ /л
Май	9.9	0.10	10.87	96	24.1	52.8	0.78
Июнь	16.1	0.04	3.78	42	25.4	70.4	2.02
Июль	17.8	0.02	2.20	24	27.7	62.0	2.83
Август	17.9	0.02	5.16	47	16.6	61.4	11.0
Сентябрь	10.5	0.08	2.60	22	11.6	30.2	13.8
Октябрь	6.3	0.09	6.10	47	9.3	32.2	9.1

Cyclops (рис. 8, а). По биомассе преобладали ветвистоусые ракообразные за счет представителей родов *Pleuroxus* и *Chydorus* (см. рис. 8, б). Среди экологических групп первенствовали животные, добывающие пищу с поверхности субстрата (см. рис. 8, г). Наибольшего видового разнообразия достигали коловратки и ветвистоусые ракообразные (табл. 13). Высокие величины индексов Шеннона свидетельствовали о выравнивании зоопланктона и об окончании процессов его формирования.

В июне скорости течения снижались в среднем до 0.04 м/с, температура воды повысилась до 16.1 °C. По численности и биомассе в зоопланктоне доминировали ветвистоусые ракообразные (см. рис. 8, а, б). Благодаря этому резко увеличивались численность и биомасса – в 6.1 и 29.5 раз соответственно (см. рис. 8, в). Среди доминирующих видов отмечались представители родов *Ceriodaphnia*, *Pleuroxus*, *Acroperus*. Среди экологических групп наибольшего обилия достигали организмы, добывающие пищу в толще воды, а также животные, питающиеся на поверхности субстрата (см. рис. 8, г), что обусловлено, по всей видимости, двумя причинами – количеством разлагающихся органических остатков от прошлогодней растительности и накоплением на водных растениях новой формации большого количества детрита. Число видов было максимальным за вегетационный период, а основу разнообразия зоопланктона составляли ветвистоусые ракообразные (см. табл. 13).

В июле скорость течения снижалась в среднем до 0.02 м/с, температура воды повышалась до 17.8 °C. В зоопланктоне по-прежнему первенствовали ветвистоусые ракообразные, однако наблюдалось увеличение обилия веслоногих ракообразных (см. рис. 8, а, б). Доминировали представители родов *Ceriodaphnia*, *Acroperus*, *Polyphemus*, *Simocephalus*, *Eucyclops* и *Macrocyclus*.

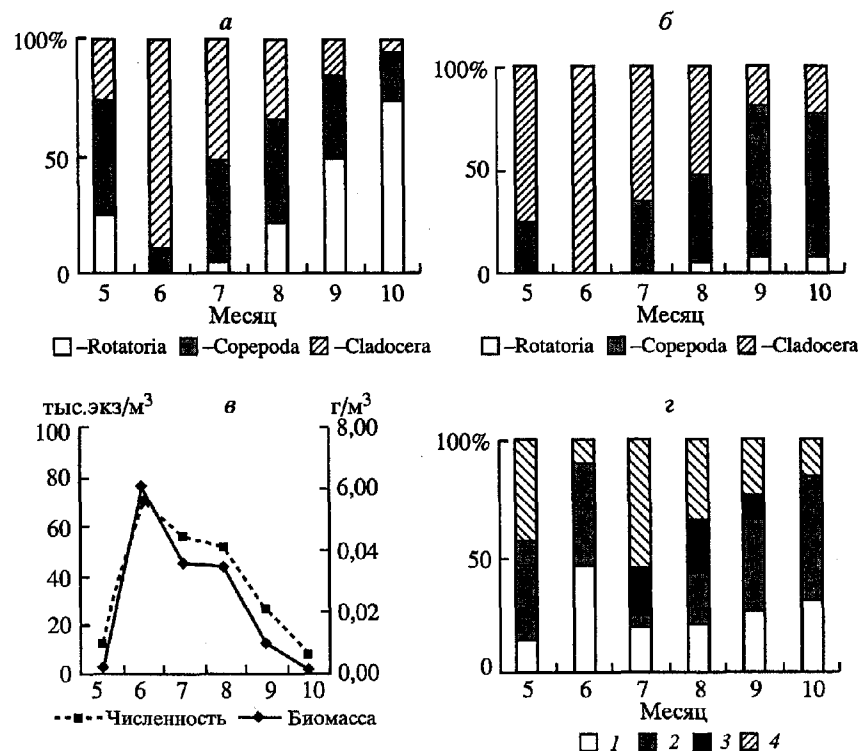


Рис. 8. Количественное обилие и трофическая структура зоопланктона зарастающих макрофитами медленнотекущих участков
Обозначения те же, что и на рис. 5

Численность и биомасса зоопланктона по сравнению с началом лета незначительно сокращались (см. рис. 8, в). Основу трофической структуры составляли фитофильные первичные фильтраторы (см. рис. 8, г). Число видов и индексы Шеннона имели высокие величины (табл. 13).

В августе скорость течения незначительно увеличивалась – в среднем до 0.05 м/с, температура воды составляла 17.9 °C. В зоопланктоне возрастало обилие веслоногих, хотя доминирующее положение сохраняли ветвистоусые ракообразные (см. рис. 8, а, б). Численность и биомасса фактически не изменялись, и оставались на одном уровне, что и в середине лета (см. рис. 8, в). Доминировали представители родов *Eucyclops*, *Macrocyclus*, *Ceriodaphnia*, *Acroperus*, *Polyphemus*, *Scapholeberis*. Среди экологических групп преобладали плавающие и фитофильные первичные фильтраторы, а также вертикаторы и вторичные фильтраторы, добываю-

Таблица 13

**Видовое разнообразие зоопланктона зарастающих макрофитами
медленнотекущих участков**

Месяц	Число видов				Индекс Шеннона	
	Rotatoria	Copepoda	Cladocera	Всего	H_N	H_B
Май	6	3	6	15	3.26	2.48
Июнь	5	2	11	18	2.96	2.33
Июль	5	4	8	17	2.56	2.69
Август	4	3	7	14	2.94	3.22
Сентябрь	6	3	7	16	2.28	3.07
Октябрь	5	2	2	9	1.76	2.05

щие пищу с поверхности субстрата (см. рис. 8, г). Число видов сокращалось, а первенство сохранялось за ветвистоусыми ракообразными (см. табл. 13).

В сентябре скорость течения увеличивалась в среднем до 0.08 м/с, температура воды снижалась до 10.5 °С. В зоопланктоне возрастало обилие коловраток в общей численности, по биомассе наблюдалось резкое увеличение доли Cyclopoida (см. рис. 8, а, б). По численности доминировали коловратки родов *Lecane*, *Euchlanis*, ювенильные стадии циклопов, по биомассе – ракообразные родов *Eucyclops*, *Macroscyclops*, *Acanthocyclops*, *Acroperus*. Количественное обилие зоопланктона сокращалось – численность в 1.9, биомасса в 3.7 раз (см. рис. 8, в). Увеличивалась доля вертикаторов и вторичных фильтраторов, добывающих пищу с поверхности субстрата (см. рис. 8, г). Повышалось видовое разнообразие коловраток, хотя по числу видов по-прежнему преобладали ветвистоусые рачки (см. табл. 13).

В октябре скорость течения составляла в среднем 0.09 м/с, температура воды снижалась до 6.3 °С. Увеличивалась доля коловраток в общей численности, а по биомассе ведущее положение занимали веслоногие ракообразные (см. рис. 8, а, б). Доминировали представители родов *Synchaeta*, *Euchlanis*, *Keratella*, *Eucyclops*, *Chydorus*, ювенильные стадии Cyclopoida. Численность и биомасса зоопланктона сокращались до минимальных в вегетационный период величин (см. рис. 8, в). Среди экологических групп максимальное обилие принадлежало вертикаторам и вторичным фильтраторам, добывающим пищу с поверхности субстрата, хотя достаточно высокой оставалась доля животных, добывающих пищу в толще воды (см. рис. 8, г). Число видов снижалось, наибольшего разнообразия достигали коловратки (см. табл. 13). Величины индексов Шеннона были минимальными в

вегетационный период, что свидетельствовало о перестройке зоопланктона в связи с отмиранием макрофитов перед зимним сезоном.

Таким образом, максимального количественного обилия зоопланктон открытых зарастающих макрофитами медленнотекущих участков достигает в начале лета. Основу численности и биомассы зоопланктона большую часть вегетационного периода составляют ветвистоусые ракообразные, и лишь к началу осени по численности возрастает доля коловраток, а по биомассе – веслоногих ракообразных. Главное положение в трофической структуре зоопланктона весной и в начале лета принадлежит первичным фильтраторам, добывающим пищу в толще воды, вертикаторам и вторичным фильтраторам, питающимся на поверхности субстрата, развитие которых определяется наличием органики от разлагающихся растений, отмерших в прошлом сезоне и аккумуляцией детрита на подводных частях новой формации растений. В середине лета увеличивается доля фитофильных первичных фильтраторов. Осенью вновь возрастает обилие вертикаторов и вторичных фильтраторов, добывающих пищу с поверхности субстрата.

6.1.5. Сезонная сукцессия зоопланктона фоновых участков

Весенний сезон начинается после вскрытия реки, но для зоопланктона – с первой декады мая, так как его формирование связано с прогреванием воды, как минимум до 8 °С. Весенний комплекс зоопланктона выделить зачастую невозможно – в пробах много донных организмов: хирономиды, олигохеты, ручейники. Только в условиях стабилизации гидрологического режима усиливаются процессы пространственного разграничения зоопланктона на основных типах фоновых биотопов – возрастает число видов за счет перехода их из покоящихся стадий в активное состояние, а также за счет вымывания из придаточных систем и пойменных водоемов, но количественное обилие невысокое. После стабилизации гидрологического режима основу зоопланктона на большинстве фоновых участков составляют ювенильные стадии веслоногих ракообразных. По характеру питания передвижения преобладают организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата – вторичные фильтраторы и вертикаторы. Они развиваются в пойменных водоемах и на малопроточных участках рек, где накапливается большое

количество детрита, отлагающегося на растениях залитой поймы и на грунте, а затем сносятся вниз по течению. Наибольшим количественным обилием и видовым разнообразием отличается зоопланктон участков рек, зарастающих макрофитами. Наименьшее количественное обилие отмечается на быстротекущих участках малых рек.

Летний сезон характеризуется двумя периодами: развитием обрастания на макрофитах и отмиранием этих субстратов с приближением осеннего сезона. Характерной особенностью летнего зоопланктона малых рек является стабильность видовой структуры, отсутствие цикла повторного заселения биотопов и дрейфа организмов. В условиях наибольшего прогревания водных масс планктонная фауна достигает максимального количественного обилия. Исключение составляет лишь зоопланктон закрытых пологом леса участков рек. Максимальное видовое разнообразие и выравненность зоопланктона фиксируется в середине и конце лета. Наибольшее обилие по численности сохраняется за веслоногими ракообразными. Исключение составляют зоопланктон зарастающих макрофитами участков, на которых в массе развиваются ветвистоусые ракообразные. По биомассе наибольшего обилия наряду с веслоногими достигают ветвистоусые ракообразные, за исключением зоопланктона быстротекущих участков рек, где сохраняется доминирование Copepoda. Трофическая структура на большинстве фоновых участков характеризуется максимальным увеличением доли первичных фильтраторов и вертикаторов, добывающих пищу в толще воды. Исключение составляет зоопланктон двух типов участков. Во-первых, быстротекущих, где остается высокой доля организмов, добывающих себе пищу с поверхности субстрата – вторичных фильтраторов и вертикаторов. Во-вторых, зоопланктон зарастающих макрофитами участков, где наряду с плавающе-ползающими вертикаторами, ползающе-плавающими вторичными фильтраторами, плавающими первичными фильтраторами и вертикаторами развиваются первичные фильтраторы, ведущие прикрепленный к субстрату и плавающий образ жизни (фитофильные виды). Как и в весенний сезон, максимальные численность, биомасса и разнообразие зоопланктона регистрируются в зарастающих макрофитами биотопах, минимальные – на быстротекущих участках.

Осенний сезон характеризуется повышением расходов воды, понижением температуры, что вызывает обеднение видового состава и количественного обилия зоопланктона. Исключение со-

ставляют участки, закрытые пологом леса, где в начале осени отмечаются максимальная численность и биомасса зоопланктона вследствие накопления в течение вегетационного периода органических веществ и увеличения освещенности участков из-за листопада. На всех типах фоновых биотопов по численности возрастает обилие коловраток, по биомассе – веслоногих ракообразных. Благодаря накопленным на субстрате в течение вегетационного периода органическим веществам, в трофической структуре увеличивается доля вертикаторов и вторичных фильтраторов, добывающих пищу с поверхности субстрата. Наиболее богатое население животного планктона развивается на медленнотекущих зарастающих макрофитами участках, самое бедное – на быстротекущих речных участках.

Основные черты сезонной сукцессии зоопланктона малых рек бассейна Верхней Волги имеют сходный характер с закономерностями, выявленными на реках других регионов (Круглова, 1975; Гидробиологический режим..., 1981; Цимдинь, 1989б). Это позволяет предположить, что закономерности формирования, распределения и организации зоопланктона в изменяющихся условиях среды, выявленные в данной работе, с определенной сте-

Таблица 14

Корреляционные зависимости количественного обилия зоопланктона от физико-химических параметров воды различных участков малых рек ($n = 99$)

Параметр	T*	V	O ₂	O ₂ , %	ПО	ХПК	БПК ₅
Число видов							
Rotatoria	–	–	–	–	0.32	–	–
Copepoda	–	–	–0.41	–0.36	0.51	0.42	–
Cladocera	0.37	–0.33	–0.52	–0.42	0.63	0.44	–
Общее число видов	–	–0.40	–0.51	–0.45	0.66	0.42	–
Численность							
Rotatoria	–	–	–	–	–	–	0.56
Copepoda	–	–	–0.48	–0.44	0.47	0.44	–
Cladocera	–	–	–	–	0.35	0.41	–
Общая численность	–	–	–0.39	–0.34	0.51	0.56	0.39
Биомасса							
Rotatoria	–	–	–	–	–	–	0.37
Copepoda	–	–0.31	–0.49	–0.45	0.49	0.46	–
Cladocera	–	–	–	–	0.33	0.36	–
Общая биомасса	–	–	–	–	0.36	0.38	–

"–" – отсутствие достоверных значений

Таблица 15

Зависимости количественных характеристик зоопланктона от физико-химических параметров воды различных типов речных участков ($n = 99$)

Параметр	R^2		$p <$
Число видов Copepoda	0.24	$0.95 + 0.07 \times \text{ПО}^*$	0.01
Cladocera	0.46	$3.46 - 0.35 \times \text{O}_2 + 0.18 \times \text{ПО}$	0.01
Общее число видов	0.49	$7.85 - 0.056(\text{O}_2\% + 0.33 \times \text{ПО})$	0.01
Численность Rotatoria	0.39	$-8.13 + 1.5 \times \text{БПК}_5 + 0.096 \times \text{O}_2\%$	0.01
Copepoda	0.28	$7.86 - 1.30 \times \text{O}_2 + 0.42 \times \text{ПО}$	0.01
Cladocera	0.14	$-5.91 + 0.26 \times \text{ХПК}$	0.05
Общая численность	0.35	$-11.86 + 0.49 \times \text{ХПК} + 1.69 \times \text{БПК}_5$	0.01
Биомасса Rotatoria	0.28	$-0.012 + 0.0015 \times \text{БПК}_5 + 0.00016 \times \text{O}_2\%$	0.01
Copepoda	0.31	$0.063 - 0.009 \times \text{O}_2 + 0.0030 \times \text{ПО}$	0.01
Cladocera	0.11	$-0.43 + 0.019 \times \text{ХПК}$	0.05
Общая биомасса	0.13	$-0.45 + 0.021 \times \text{ХПК}$	0.05

пенью корректировки можно переносить на равнинные водотоки европейской части России.

Результаты корреляционного анализа показывают, что количественное обилие зоопланктона зависит от множества физико-химических характеристик воды (табл. 14).

Основное значение имеют кислородный режим и количество органического вещества (ОВ). Увеличение ОВ и снижение содержания кислорода в воде способствует увеличению количественных характеристик зоопланктона (табл. 15).

Однако кислородный режим и количество органических веществ находится в тесной связи со скоростью течения (табл. 16). Впрочем, эти зависимости обнаруживаются только при анализе всего спектра фоновых участков по градиенту от быстротекущих к медленнотекущим.

В случае анализа только медленнотекущих участков достоверных корреляционных связей между скоростью течения и кислородным режимом, а также между скоростью течения и количеством органических веществ не обнаружено.

В целом за вегетационный период достоверных отличий между различными типами незарастающих фоновых участков малых рек по числу видов отдельных таксономических групп и числу

Таблица 16

Корреляционные зависимости кислородного режима и количества органических веществ от скорости течения ($n = 99$)

Параметр	Скорость течения
O_2	0.60
$\text{O}_2\%$	0.57
ХПК	-0.42
БПК ₅	-0.31

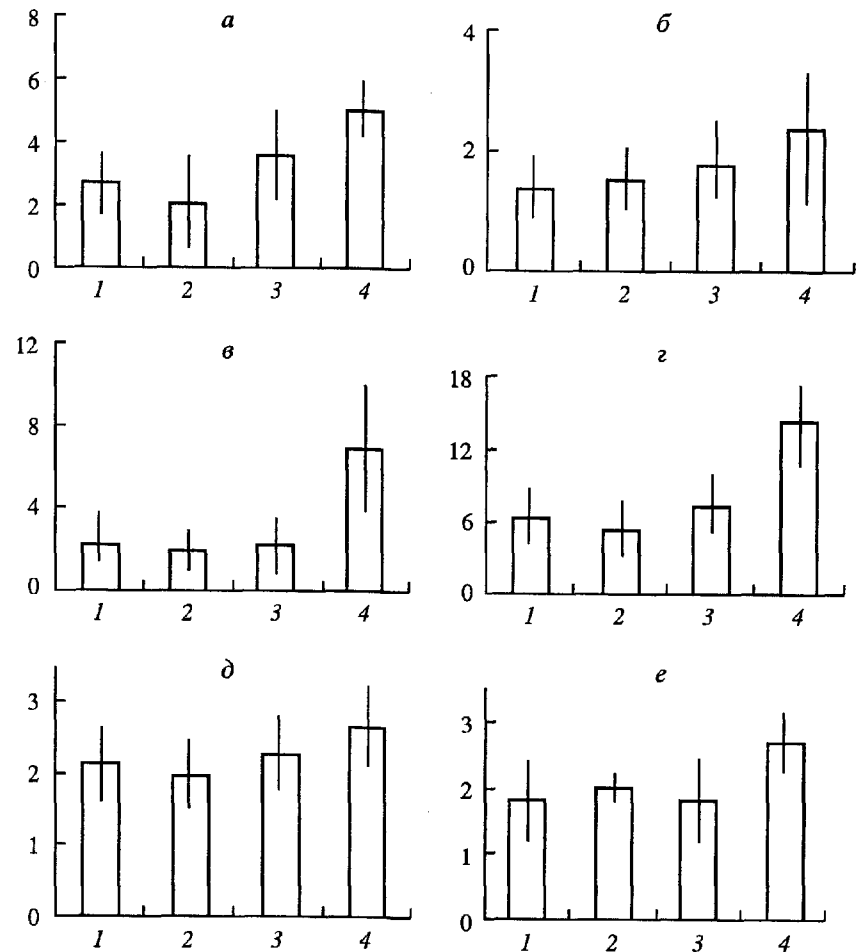


Рис. 9. Средние за вегетационный период показатели числа видов зоопланктона и величин индекса Шеннона на фоновых участках различного типа

а – число видов коловраток; б – число видов веслоногих; в – число видов ветвистоусых; г – общее число видов; д – индекс Шеннона по численности; е – индекс Шеннона по биомассе.

Участки: 1 – быстротекущие участки; 2 – медленнотекущие под пологом леса; 3 – медленнотекущие открытые; 4 – медленнотекущие открытые, заросшие макрофитами

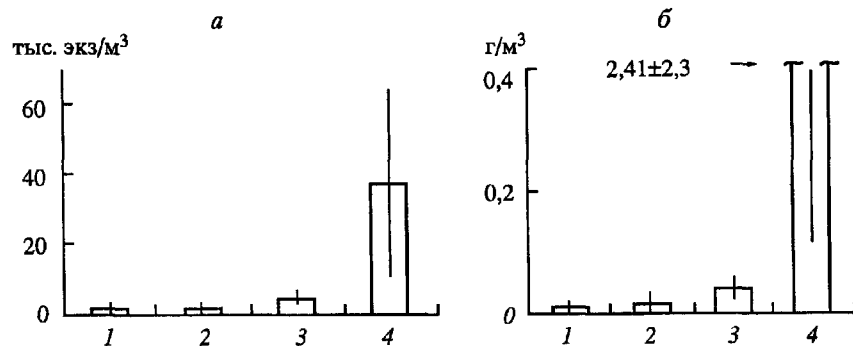


Рис. 10. Средние за вегетационный период показатели численности (а) и биомассы (б) зоопланктона на фоновых участках различного типа
Обозначение те же, что на рис. 9

видов всего зоопланктонного комплекса не выявлено (рис. 9, а–г). Причина, по-видимому, кроется в сходстве реакции зоопланктона этих участков на увеличение расходов воды в паводковые периоды.

Высшие водные растения создают условия для более раннего формирования зоопланктона, концентрации большего числа видов, а также сглаживают последствия паводков. Поэтому число видов зоопланктеров на медленнотекущих участках, зарастающих макрофитами, за счет коловраток и ветвистоусых ракообразных было достоверно больше, чем на незарастающих.

Независимо от типа фоновых биотопов, видовой состав зоопланктона в течение всего вегетационного периода претерпевает перестройки. В частности, изменяется соотношение таксономических групп в зависимости от сезона. Смена комплексов сопровождается колебаниями выравненности. Повышенные расходы воды, а затем наступление межени, также вызывают снижение величин индексов Шеннона. На зарастающих макрофитами участках наибольшего обилия достигают крупные виды кладоцер, вследствие чего может наблюдаться снижение выравненности зоопланктона по биомассе, поэтому достоверных отличий между величинами индексов Шеннона на различных фоновых участках не зафиксировано (см. рис. 9, д, е).

Средние за вегетационный период величины численности и биомассы зоопланктона медленнотекущих зарастающих макрофитами участков были достоверно выше, чем на других фоновых участках (рис. 10, а, б). Также достоверно отличается количество зоопланктона быстротекущих и медленнотекущих открытых участков.

Таблица 17

Соотношение таксономических (*N* – по численности; *B* – по биомассе) и экологических групп зоопланктона исследованных участков

Показатель		Тип участка*			
		1	2	3	4
<i>N</i> , %	Rotatoria	30.7±18.2	9.3±8.5	40.4±24.1	28.9±29.0
	Copepoda	58.2±17.6	70.9±15.2	47.4±20.6	34.0±15.8
	Cladocera	11.1±8.6	19.9±13.6	12.2±12.0	37.2±31.6
<i>B</i> , %	Rotatoria	13.4±19.8	1.9±1.9	8.8±13.1	3.9±3.7
	Copepoda	66.4±16.6	71.3±18.0	68.3±24.8	40.8±29.0
	Cladocera	20.2±16.7	26.8±18.1	22.8±16.9	55.3±32.4
Эко- группы, %	Плавающие	5.2±2.6	22.6±20.7	27.2±13.4	26.2±12.3
	Плавающие-ползающие и ползающе-плавающие	51.8±16.4	22.3±18.1	44.5±19.1	33.5±18.2
	Плавающие и прикрепленные к субстрату	0.6±1.1	1.0±12.7	0.6±1.2	9.0±11.1
	Смешанная группа ювенильных стадий циклопов	42.3±19.4	58.4±16.0	29.1±8.7	29.3±16.4

Примечание. (1 – быстротекущие участки; 2 – медленнотекущие участки под пологом леса; 3 – медленнотекущие открытые участки; 4 – медленнотекущие участки, заросшие макрофитами).

Наблюдаются некоторые тенденции различий по соотношению таксономических групп зоопланктеров (табл. 17). Так, на быстротекущих участках основу численности составляют веслоногие ракообразные и коловратки, на участках, закрытых пологом леса – веслоногие, на открытых медленнотекущих по сравнению с быстротекущими участками увеличивается доля коловраток и ветвистоусых рачков, на зарастающих макрофитами участках максимального обилия достигают ветвистоусые.

По биомассе, за исключением зарастающих участков, где доминируют ветвистоусые ракообразные, ведущее положение занимают веслоногие. При этом на быстротекущих участках коловратки и ветвистоусые рачки составляют примерно одинаковую долю. На закрытых пологом леса участках наблюдается резкое снижение обилия коловраток и увеличение доли веслоногих ракообразных. В трофической структуре зоопланктона на быстротекущих участках рек наибольшего обилия достигают организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата, на медленнотекущих участках возрастает доля организмов, добы-

Таблица 18

Основные этапы сезонной сукцессии зоопланктона фоновых участков малых рек

Сезон	Тип участка	Число видов*	Численность*	Биомасса*	Индекс Шеннона
1	2	3	4	5	6
Быстротекущие					
Весна	Медленнотекущие под пологом леса	+	+	+	+
	Медленнотекущие открытых ландшафтов	++	++	++	+
	Зарастающие медленнотекущие	+++	+++	+++	++
Быстротекущие					
Лето	Медленнотекущие под пологом леса	++	++	++	++

Доминирующие таксономические группы		Доминирующие роды	Доминирующие экологические группы	Примечания
по численности	по биомассе			
7	8	9	10	11
Rotatoria	Rotatoria, Copepoda	<i>Kellicottia</i> , <i>Notholca</i> , <i>Euchlanis</i> , <i>Trichotria</i> , <i>Synchaeta</i> , ювенильные стадии развития Cyclopoida	Плывание+ползание / вертикаторы	
Copepoda	Copepoda	Ювенильные стадии развития Cyclopoida, Chydoridae	Ползание+плавание / вторичная фильтрация	
Rotatoria	Rotatoria, Copepoda, Cladocera	<i>Euchlanis</i> , ювенильные стадии развития Cyclopoida, <i>Synchaeta</i> , Chydoridae	Плывание+ползание / вертикация; ползание+плавание / вторичная фильтрация; плавание / фильтрация + захват, всасывание	
Copepoda	Cladocera	Ювенильные стадии развития Cyclopoida, <i>Eucyclops</i> , <i>Acanthocyclops</i> , Chydoridae	Плывание+ползание / вертикация; ползание+плавание / вторичная фильтрация	
Copepoda	Copepoda	Ювенильные стадии развития Cyclopoida, <i>Eucyclops</i> , Chydoridae, <i>Keratella</i> , <i>Euchlanis</i>	Плывание + ползание / вертикация; ползание+плавание / вторичная фильтрация	Достигают максимального биоразнообразия и количественного развития
Copepoda, Cladocera	Copepoda, Cladocera	<i>Keratella</i> , <i>Euchlanis</i> , <i>Notholca</i> , науплиусы и копепоиды циклопов, <i>Acanthocyclops</i> , <i>Ceriodaphnia</i> , <i>Eucyclops</i>	Плывание / первичная фильтрация; ползание+плавание / вторичная фильтрация	

Таблица 18 (окончание)

1	2	3	4	5	6
Лето	Медленнотекущие открытых ландшафтов	++	+++	+++	++
	Зарастающие медленнотекущие	+++	+++	+++	+++
Быстротекущие					
Осень	Медленнотекущие под пологом леса	+	+	+	+
	Медленнотекущие открытых ландшафтов	++	++	++	+
	Зарастающие медленнотекущие	+++	+++	+++	+++

*"++" – Увеличение показателя по сравнению с быстротекущими участками рек.

7	8	9	10	11
Copepoda, Cladocera	Copepoda, Cladocera	<i>Acanthocyclops</i> , <i>Macrocyclus</i> , <i>Ceriodaphnia</i> , <i>Daphnia</i> , <i>Pleuroxus</i> , <i>Euchlanis</i> , <i>Notholca</i>	Плавание / первичная фильтрация; ползание+плавание / вторичная фильтрация	Достигают максимального биоразнообразия и количественного развития
Cladocera, Copepoda	Cladocera	<i>Ceriodaphnia</i> , <i>Pleuroxus</i> , <i>Acroperus</i> , <i>Polyphemus</i> , <i>Simoccephalus</i> , <i>Eucyclops</i> , <i>Macrocyclus</i> , <i>Scapholeberis</i> , <i>Macrocyclus</i>	Плавание + прикрепление к субстрату / фитофильные первичные фильтраторы; ползание+плавание / вторичная фильтрация	Достигают максимального биоразнообразия и количественного развития
Copepoda	Copepoda, Cladocera	Ювенильные стадии развития <i>Cyclopoida</i> , <i>Eucyclops</i> , <i>Chydoridae</i>	Плавание + ползание и ползание + плавание / вертикация, вторичная фильтрация, собиратели фито-, детрито- и эврифаги	
Copepoda	Copepoda	<i>Eucyclops</i> , <i>Chydorus</i> , <i>Testudinella</i>	Плавание + ползание и ползание + плавание / вертикация, вторичная фильтрация, собиратели фито-, детрито- и эврифаги	Достигают максимального биоразнообразия и количественного развития
Copepoda, Rotatoria	Copepoda	<i>Euchlanis</i> , <i>Synchaeta</i> , <i>Trichocerca</i> , <i>Eucyclops</i> , <i>Macrocyclus</i> , <i>Pleuroxus</i> , <i>Chydorus</i>	Плавание + ползание и ползание + плавание / вертикация, вторичная фильтрация, собиратели фито-, детрито- и эврифаги	
Copepoda, Rotatoria	Copepoda	<i>Lecane</i> , <i>Euchlanis</i> , <i>Eucyclops</i> , <i>Macrocyclus</i> , <i>Acanthocyclops</i> , <i>Acroperus</i> , <i>Synchaeta</i> , <i>Chydorus</i>	Плавание + ползание и ползание + плавание / вертикация, вторичная фильтрация, собиратели фито-, детрито- и эврифаги; плавание + прикрепление к субстрату / фитофильные первичные фильтраторы	

вающих пищу в толще воды. При этом достоверно отличается обилие организмов, добывающих пищу в толще воды только на быстротекущих участках по сравнению с остальными типами фоновых биотопов (см. табл. 17).

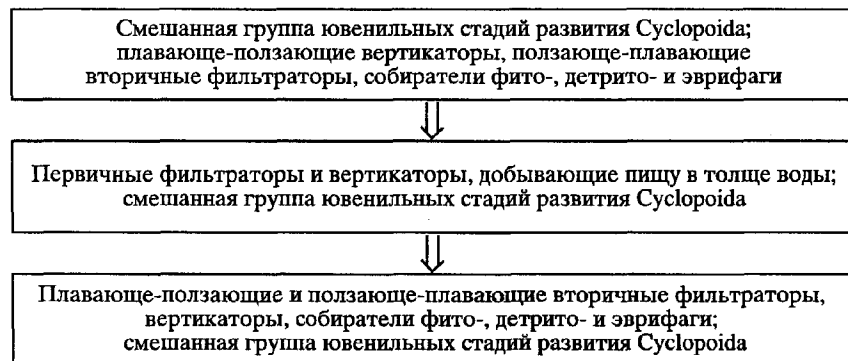
В общем виде результаты изучения сезонного развития зоопланктона фоновых участков рек представлены в табл. 18.

В целом из данных анализа сезонной сукцессии и средних за вегетационный период характеристик зоопланктона фоновых участков малых рек, следует, что:

- количественное обилие зоопланктона фоновых биотопов малых рек зависит от кислородного режима и количества органических веществ, определяемых скоростью течения; по этой причине наибольшее обилие зоопланктона в течение вегетационного периода регистрируется в период летней межени, а среди типов фоновых биотопов – на медленнотекущих участках;

- максимального обилия зоопланктон достигает на зарастающих макрофитами биотопах, где заросли растений гасят силу течения, способствуют повышению пищевых ресурсов зоопланктеров и создают гетерогенности среды; зоопланктон быстротекущих участков рек, на которых в качестве лимитирующего фактора выступает повышенная скорость течения, по сравнению с медленнотекущими участками менее развит – в среднем в 2–40 раз по численности, в 5–120 раз по биомассе и в 1.3–2.3 раза по числу видов;

- развитие трофической структуры идет по следующей схеме:



Сезонная сукцессия зоопланктона малых рек имеет сходство с закономерностями изменений сообществ гидробионтов по продольному профилю рек, описанными в концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). В соответствии с основными положениями этой концепции в верховьях рек консументы зависят в основном от аллохтонного органического вещества. Здесь фауна

реки представлена, главным образом, первичными консументами, относящимися к механическим разрушителям. Ближе к участкам среднего течения река становится шире, изменяется ее температурный режим, сообщество организмов меньше зависит от аллохтонной органики.

Первичную продукцию на этих участках обеспечивают водоросли и водные макрофиты. В потоке преобладает тонко измельченное ОВ, а в сообществе консументов – фильтраторы, собиратели и хищники. Индекс разнообразия на таких участках максимален. На равнинных участках рек течение замедляется, вода становится мутной, что ослабляет процесс фотосинтеза. На большинстве трофических уровней снижается видовое разнообразие и количественное обилие, в сообществе вновь преобладают “механические разрушители”.

В зоопланктоне малых рек в весенний сезон отмечается минимальное количество организмов, в трофической структуре преобладают придонные организмы – собиратели фито-, детритофаги, собиратели эврифаги, вертикалы и вторичные фильтраторы, развивающиеся на детрите, поступающем извне с паводковыми водами. Летом количество зоопланктона максимально, увеличивается доля плавающих фильтраторов, питающихся бактерио- и фитопланктоном, развивающиеся здесь в условиях пониженных расходов воды.

Осенью снижается количественное обилие зоопланктона, в его трофической структуре преобладают придонные организмы – вертикалы и вторичные фильтраторы, развивающиеся на детрите, как накопленном в течение вегетационного периода, так и поступающем с площади водосбора и верхних участков рек.

6.1.6. Зоопланктон устьевых областей малых рек

Изучение зоопланктона малых рек будет неполным, если не рассмотреть бывшие нижние участки рек – устьевые области притоков водохранилищ. С момента создания водохранилищ у этих участков коренным образом изменился гидрологический режим: они превращены в расширенные образования лиманного типа – зоны выклинивания речных вод, на определенных участках которых происходит контакт вод реки с водами водохранилища.

Одним из первых исследователей, обратившим внимание на особенности устьевых областей рек, был С.Д. Муравейский (1960). Им было показано, что в тех местах, где вода притока смешивается с водой главной реки, планктон совершенно отличается

ся от такового как притока, так и главной реки. В устьях рек наблюдалось два течения: притока и главной реки, которые, сталкиваясь, образовывали нечто вроде омута с замедленным течением. При этом эти два потока обычно имели разный химический состав, с неодинаковым содержанием питательных веществ. Все это создавало новые, более благоприятные условия для существования планктона.

Исторически основное внимание в изучении Рыбинского и других водохранилищ волжского каскада сосредотачивалось на глубоководных участках основных плесов, и лишь единично отбирались пробы зоопланктона в устьевых областях малых притоков. Должно быть, поэтому были получены противоречивые данные о развитии зоопланктона этих биотопов. В одних работах отмечалось скопление зоопланктона в устьевых областях (Мордухай-Болтовская, 1955; Мануйлова, 1964), в других исследованиях, напротив, бедность данных участков, особенно в весенний период (Мордухай-Болтовской, Монаков, 1963).

Зона контакта вод малой реки с водами водохранилища – пограничная зона. Погораничные зоны – это *эктоны* (Одум, 1975, 1986; Бигон и др., 1989, и др.). Впервые это понятие было введено в науку основателем охотоведения О. Леопольдом (1983). В 20–30-е годы XIX в. он выдвинул понятие *емкость угодий* и, разрабатывая это положение, ученый сформулировал правило интерсперсии, или *эффекта опушки*. Сущность этого правила состоит в том, что при взаимопроникновении угодий (интерсперсии) их емкость резко повышается.

Современное понятие экотонов включает в себя не просто явление физического контакта двух экосистем, но обязательное наличие *краевого эффекта*, т.е. тенденции к увеличению биоразнообразия и обилия в зоне смещения (Харченко, 1991а). Экотон, по определению в программе ЮНЕСКО (МАВ) (Holland, 1988; Hillbricht-Ilkowska, 1989): “...переходная область между смежными экологическими системами, обладающая рядом характеристик, однозначно зафиксированных в пространственно-временных координатах и определяемая силой связей и интенсивностью взаимодействия между соседними экосистемами”.

В настоящее время развитие исследований экотонов водных систем считается одним из перспективных направлений в экологии. Определенный интерес представляет и создание искусственных экотонов с целью более рационального использования природных ресурсов.

Понятие экотонов в гидробиологии чаще использовалось применительно к эстуариям и лиманам, где происходит контакт прес-

новодного материкового стока и морских акваторий. Но в последнее время этот вопрос изучается и в гидробиологии континентальных вод. Рассматривались различные участки водохранилищ Днепра, на которых отмечалась вспышка жизни в тех местах, где проведено одамбирование или дноуглубление (Зимбалевская и др., 1991), прибрежные зоны, являющиеся пограничными между наземными и водными экосистемами и играющие большую роль как буферные зоны (Харченко, 1991а, б; Залетаев, 1997а, б; Каширская, 1997), структура и функционирование экотона “подземные воды – поверхностные воды” (Gibert et al., 1991; Gibert, 1992) и других биотопов, где проявляется экотонный эффект (Андроникова, 1997; Ермохин, 1997; Ермохин, Шляхтин, 2001; Жгарева, 1997; Жохов и др., 1997; Jurkiewicz-Karnkowska, 1990).

Динамика развития сообществ в экотонах импульсно стабилизируется, т.е. зависима от физических факторов (для водной среды – от проточности, уровня вод, штормовых условий, направления ветра). Своеобразие гидрофизических условий в зонах контакта речных и водохранилищных вод определяет температура, минерализация и динамика движения водных масс.

Наиболее подробно эти условия показаны на примере исследований зоны выклинивания подпора р. Солоницы – притока Горьковского водохранилища (Рохмистров, 1973). Ранней весной приустьевая часть русла реки хорошо промывается водами половодья. В период наполнения водохранилища его воды проникают на 2–5 км вверх по реке, распространяясь преимущественно в поверхностных слоях. Иногда при встречных ветрах летом наблюдается разнонаправленное течение воды. В условиях замедленного водообмена воды нижнего участка реки приобретают черты озерных. Осенью и зимой вновь проявляется неоднородность водной массы по вертикали. Таким образом, в зоне подпора сезонно формируются два типа природно-аквальных комплексов – речной и озерный.

Изучение динамического взаимодействия водохранилища и эвтрофированного притока проводилось по показателям видовой структуры фитопланктона (Охапкин, Юлова, 1993). Отмечено, что устьевые участки притоков крупных равнинных водохранилищ служат примером систем с экотонным эффектом – постепенным переходом речной экосистемы с преобладанием транзитных компонентов круговорота органических и минеральных соединений к экосистемам озерного типа с господством замкнутых, автогенных составляющих биотического круговорота. В ходе аллогенной сукцессии происходит смена сообществ мезотрофного типа на компоненты высокотрофных α - β -мезосапобных компонентов, в 4–7 раз возрастает общая продуктивность планктона, и

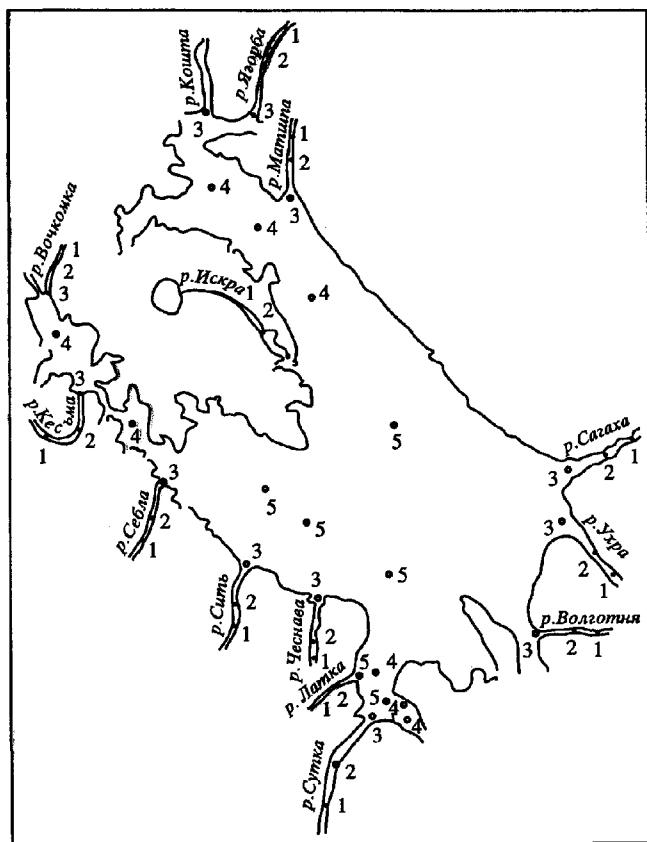


Рис. 11. Схема отбора проб в зонах контакта вод малых рек и вод водохранилища, а также в зонах контакта вод речных плесов с водами Главного плеса Рыбинского водохранилища

трофический статус устьевых участков притока переходит от мезо- к эвтрофии. В устье притока возрастает размах колебаний численности и биомассы, снижается эквитабильность формирующихся сообществ. В условиях нестабильности среды проявляются признаки *r*-отбора, способствующего господству мелкоклочных, быстро размножающихся видов с частой сменой доминантов, следствием чего является тенденция к снижению средних размеров клеток в популяции первичных продуцентов.

Наши исследования видового состава и трофической структуры зоопланктона были проведены в вегетационные периоды 1990–1994 гг. на 14 малых реках четырех плесов Рыбинского водохранилища (рис. 11).

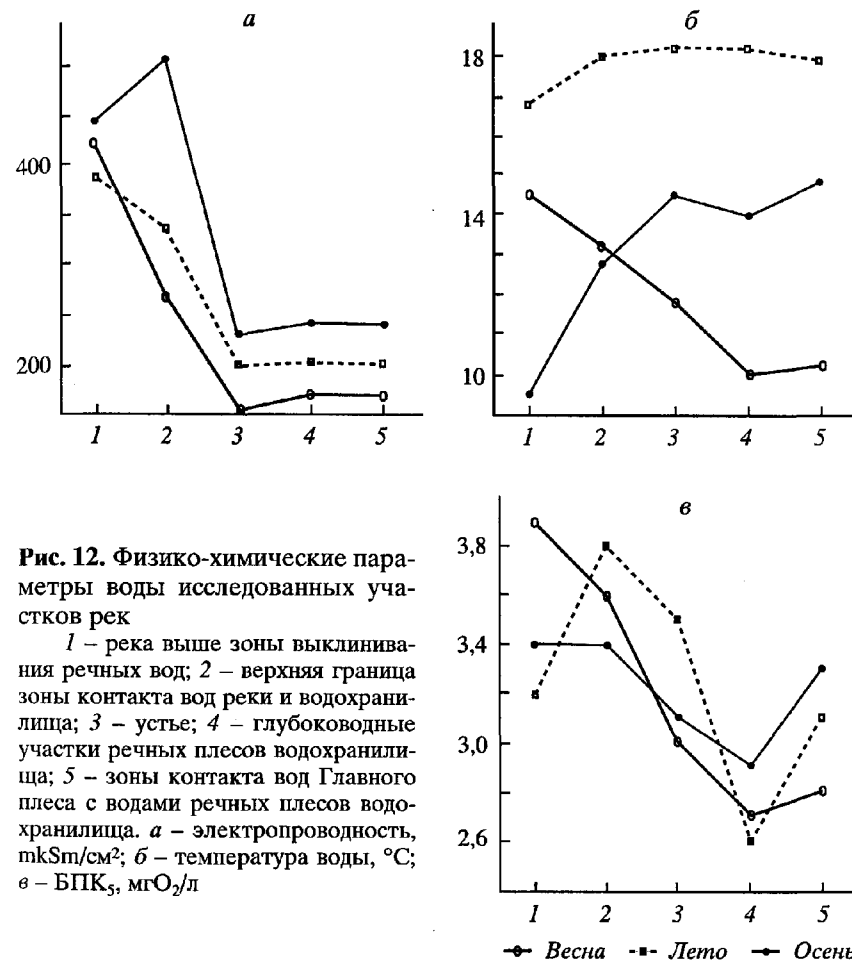


Рис. 12. Физико-химические параметры воды исследованных участков рек

1 – река выше зоны выклинивания речных вод; 2 – верхняя граница зоны контакта вод реки и водохранилища; 3 – устье; 4 – глубоководные участки речных плесов водохранилища; 5 – зоны контакта вод Главного плеса с водами речных плесов водохранилища. а – электропроводность, мкСм/см²; б – температура воды, °C; в – БПК₅, мгО₂/л

Участки отбора проб устанавливали в связи с гидрологией реки и характером водных масс: выше зоны выклинивания вод водохранилища (ст. 1), верхняя граница зоны контакта вод реки и водохранилища (ст. 2), нижняя граница зоны контакта вод реки и водохранилища (собственно устья рек) (ст. 3). Кроме этого изучался зоопланктон различных глубоководных участков водохранилища: русловых в верховьях речных плесов (ст. 4) и в зонах циркуляционных течений (ст. 5) (см. рис. 11).

Период гидрологической весны. На основании данных по удельной электропроводности воды были выделены участки, не испытывающие влияния вод водохранилища – ст. 1 (см. рис. 12, а). Об этом свидетельствовали и минимальные величины

Таблица 19

Количественные характеристики зоопланктона в зонах контакта вод малых рек и вод водохранилища в весенний период

Показатель	Станция				
	1	2	3	4	5
Количество видов	9	13	19	13	16
Численность, тыс. экз/м ³	0.7±0.3	17.3±2.4	24.9±4.8	8.2±1.3	93.3±12.4
Биомасса, г/м ³	0.01±0.007	0.13±0.03	0.33±0.08	0.07±0.01	0.17±0.09
H_N	1.49±0.07	1.88±0.1	2.25±0.12	2.05±0.15	2.15±0.04
H_B	1.59±0.05	2.01±0.06	2.32±0.1	1.99±0.1	2.38±0.09

температуры воды (см. рис. 12, б). По данным БПК₅ можно заключить, что на нижних участках течения рек развивается более богатая кормовая база для зоопланктона (см. рис. 12, в).

На участках нижнего течения рек, не испытывающих влияния водохранилища (ст. 1), количество видов зоопланктона в среднем составляло 9, численность 0.7 тыс. экз/м³, биомасса 0.01 г/м³ (табл. 19). Основу численности представляли коловратки (66%), биомассы – веслоногие ракообразные (58%) и коловратки (27.5%). В трофической структуре преобладала смешанная по типам питания и передвижения группа ювенильных стадий циклопов (48%), а также вертикаторы, добывающие пищу с поверхности субстрата (18%).

На верхней границе зоны контакта речных и водохранилищных вод (ст. 2) происходило увеличение количества видов в среднем в 1.5 раза, численности в 24.7 раза, биомассы – в 13 раз (см. табл. 19). По численности увеличивалось обилие коловраток (до 78%), по биомассе ведущее положение занимали ветвистоусые (73%).

Возрастала выравненность зоопланктона – индексы Шеннона повышались до 1.88 по численности и до 2.01 бит/экз по биомассе. В трофической структуре наибольшего обилия достигали организмы, добывающие пищу в толще воды (50%), оставалась высокой доля ювенильных стадий циклопов (32%).

На нижней границе зоны контакта речных и водохранилищных вод (ст. 3) наблюдали дальнейшее увеличение количественного обилия зоопланктона: численность по сравнению с верхними границами зоны контакта увеличивалась в среднем в 1.5 раза, биомасса в 2.5 раза (см. табл. 19).

По численности первенствовали коловратки (68%), по биомассе – ракообразные – Cladocera (55%) и Copepoda (28%). Индек-

Таблица 20

Число видов зоопланктона исследованных участков весной

Группа	Станция				
	1	2	3	4	5
Rotatoria	21	30	36	24	16
Copepoda	5	10	13	12	12
Cladocera	6	24	22	14	12
Bcero	32	64	71	50	40

сы Шеннона возрастали до 2.25 по численности и до 2.32 по биомассе. В трофической структуре доминировали вертикаторы и первичные фильтраторы, добывающие пищу в толще воды (62%).

Видовой состав зоопланктона глубоководных участков водохранилища также различался – наибольшего количественного обилия и выравненности зоопланктон достигал в зонах циркуляционных течений (ст. 5) по сравнению с верховьями речных плесов (ст. 4).

Всего в весенний период было зарегистрировано 98 видов зоопланктеров, среди которых 50 Rotatoria, 18 Copepoda, 30 Cladocera. При этом наибольшее количество видов было отмечено на нижних границах зон контакта двух типов вод (табл. 20).

В итоге, в весенний период по количественному обилию, качественному составу и выравненности наиболее богатое население зоопланктона регистрировалось в зонах седиментации на глубоководных участках водохранилища и в устьях малых рек.

Период гидрологического лета. В связи с наступлением летней межени, уровень воды и проточность рек значительно снижались. По величине удельной электропроводности воды ст. 1 располагались выше зоны выклинивания вод водохранилища (см. рис. 12, а).

Зоопланктон участков выше зон подпора, как и в период гидрологической весны, отличался самым малым количественным обилием: число видов в среднем было 9, численность 1.2 тыс. экз/м³, биомасса 0.01 г/м³ (табл. 21). Соотношение таксономических групп по численности было примерно одинаковым, по биомассе преобладали ракообразные – Cladocera (66%) и Copepoda (33%). Основу трофической структуры составляли науплиальные и копеподитные стадии Cyclopoida (34%), первичные фильтраторы и вертикаторы, добывающие пищу в толще воды (48%).

На верхней границе зоны контакта вод реки с водами водохранилища количество зоопланктона увеличивалось: число ви-

Таблица 21

Количественные характеристики видового состава зоопланктона в зонах контакта вод малых рек и вод водохранилища летом

Показатель	Станция				
	1	2	3	4	5
Количество видов	9	20	22	15	22
Численность, тыс. экз/м ³	1.2±0.9	129.9±13.4	53.6±10.2	32.6±8.3	149±17.2
Биомасса, г/м ³	0.01±0.005	1.41±0.28	0.66±0.03	0.73±0.05	1.7±0.31
N_N	2.12±0.05	2.18±0.08	2.38±0.05	2.20±0.1	2.33±0.03
N_B	2.24±0.07	2.21±0.06	2.41±0.04	2.14±0.09	2.38±0.05

дов возрастало в среднем в 2.2 раза, численность в 108.2 раза, биомасса в 141 раз (см. табл. 21). По численности доминировали коловратки (48.4%) и кладоцеры (33.2%), по биомассе – кладоцеры (86.3%). В трофической структуре преобладали первичные фильтраторы, добывающие пищу в толще воды (51%) и смешанная группа науплиусов и копепоидов циклопов (33%).

В устьях малых рек численность и биомасса зоопланктона были ниже, чем на верхних границах зон контакта, но по количеству видов и величинам индексов видового разнообразия первенство сохранялось за ними. В трофической структуре доминировали первичные фильтраторы, питающиеся в толще воды (54%), а также науплиусы и копепоиды Cyclopoida (27%).

Среди глубоководных участков водохранилища по количеству преобладал зоопланктон зон контакта вод речных плесов с водами Главного (см. табл. 21).

Всего в летний период было отмечено 98 видов, среди которых 52 Rotatoria, 15 Copepoda, 31 Cladocera. Максимальное число видов, как и весной, зарегистрировано в устьевых областях малых рек (табл. 22).

Таким образом, в летний сезон наибольшее количество зоопланктона регистрировалось на верхних границах зон контакта речных и водохранилищных вод. Это обуславливалось уменьшением здесь глубины проникновения речных вод в связи с наступлением периода летней межени, а также некоторым падением уровня воды в водохранилище.

Зоопланктон на этих участках вследствие концентрации осаждаемого ОВ принимал характерные для эвтрофируемых вод черты: повышенное количественное обилие за счет доминирования таких видов, как *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Thermocyclops crassus*, представителей родов

Таблица 22

Число видов зоопланктона исследованных участков летом

Группа	Станция				
	1	2	3	4	5
Rotatoria	17	35	38	16	18
Copepoda	3	11	12	9	11
Cladocera	12	17	23	17	19
Bcero	32	63	73	42	48

Euchlanis и *Synchaeta*. В устьях притоков отмечались максимальные число видов и величин индексов Шеннона. На глубоководных участках водохранилища наибольшего обилия достигал зоопланктон в зонах смешения вод речных плесов с водами Главного плеса.

Период гидрологической осени. Осенний период характеризуется падением уровня воды в водохранилище по сравнению с весенним и летним сезонами и повышением проточности рек в связи с дождевыми паводками.

Максимального количественного обилия и качественного состава в исследованный период зоопланктон достигал в устьях малых рек (табл. 23).

На участках выше контакта речных вод и водохранилища и на верхних границах зон контакта численность и биомасса были меньше – в среднем в 24.8 и 1.9, в 41.1 и 1.7 раз соответственно. В устьях рек по биомассе доминировали ветвистоусые ракообразные (67.3%), в то время как на речных участках и на верхних границах зон контакта двух типов вод – веслоногие ракообразные (54.2% и 61.4%) соответственно.

Трофическая структура зоопланктона на проточных участках отличалась преобладанием науплиусов и копепоидов Cyclopoida (24%), вторичных фильтраторов (12%), собирателей фито-, детрито- и эврифагов, добывающих пищу с поверхности субстрата (18%). На верхних границах зон контакта доминировали: смешанная группа ювенильных стадий Cyclopoida (22%) и вертикаторы, добывающие пищу в толще воды (14%). На нижних границах зон контакта основу трофической структуры составляли первичные фильтраторы и вертикаторы (49%), добывающие пищу в толще воды, а также смешанная группа науплиусов и копепоидов веслоногих ракообразных (16%).

На глубоководных участках водохранилища первенствовал зоопланктон зон циркуляционных течений, причем его количест-

Таблица 23

Количественные характеристики видового состава зоопланктона в зонах контакта вод малых рек и вод водохранилища осенью

Показатель	Станция				
	1	2	3	4	5
Количество видов	7	15	21	13	15
Численность, тыс. экз/м ³	0.9±0.07	11.5±1.4	22.4±3.7	9.3±1.8	41.8±10.2
Биомасса, г/м ³	0.009±0.004	0.21±0.05	0.37±0.1	0.28±0.03	0.77±0.2
H_N	1.92±0.12	2.06±0.1	2.28±0.03	2.09±0.11	2.38±0.06
H_B	1.96±0.07	2.14±0.05	2.36±0.08	2.23±0.09	2.35±0.07

венное обилие было здесь выше, чем в устьевых участках притоков в среднем в 2.0 раза по численности и биомассе.

Всего осенью было зарегистрировано 90 видов зоопланктеров, из которых Rotatoria 44, Copepoda 13, Cladocera 33. Наибольшим разнообразием отличались устьевые области притоков (табл. 24).

В итоге, осенью наибольших показателей обилия зоопланктон достигал в зонах циркуляционных течений глубоководных участков водохранилища и в устьях притоков. Определяющим фактором среды в распределении зоопланктона был температурный режим, более благоприятный в водохранилище, а также трофические условия (судя по величинам БПК₅) – в устьях малых рек.

Таким образом, результаты показали, что наибольшее количество и видовое разнообразие зоопланктона наблюдается в зонах смешения различающихся по физико-химическим параметрам водных масс: вод притоков с водами водохранилища и вод речных плесов с водами Главного плеса Рыбинского водохранилища. Здесь происходит контакт групп зоопланктонных животных, характерных для граничащих планктонных систем. Как указывалось выше, согласно современному понятию, наличие тенденции увеличения разнообразия и количественного обилия сообществ в контактных зонах – краевого эффекта – позволяет выделенные зоны рассматривать как экотоны.

Зона подпора малой реки одной из первых освобождается от ледяного покрова и принимает аллохтонное органическое вещество и биогенные элементы со всей площади водосбора малой реки (Былинкина, Трифонова, 1987). Наличие большого количества взвешенных веществ, лабильного ОВ в этих зонах фиксируется по данным БПК₅, что определяет и лучшие условия питания

Таблица 24

Число видов зоопланктона исследованных участков осенью

Группа	Станция				
	1	2	3	4	5
Rotatoria	17	28	38	15	11
Copepoda	3	8	10	10	10
Cladocera	14	15	20	16	18
Bcero	33	51	68	41	39

зоопланктеров. Для экотонов характерно, что основная часть энергии поступает за счет внешних субсидий (Одум, 1975). Наряду с более благоприятными гидрологическими условиями существования (замедленная проточность, защищенность от штормового перемешивания) это служит основной причиной для обильного развития зоопланктона в зонах смешения разнокачественных вод в устьевых областях малых водотоков.

В водных экосистемах, по сравнению с наземными, зоны проявления краевого эффекта менее постоянны во времени и пространстве, их динамика зависима от гидрофизических факторов (Одум, 1975, 1986). Так, в экотонах зон контакта речных и водохранилищных вод участки, где максимально проявляется краевой эффект, в период гидрологической весны сосредоточены в устьях рек. Летом, когда проточность и уровень воды в реках снижаются, а уровень водохранилища еще достаточно высок, перемещаются вверх по руслу реки. Осенью в связи с дождевым паводком и падением уровня воды в водохранилище они вновь фиксируются в устьях рек.

Таким образом, зоны контакта речных и водохранилищных вод в устьевых областях малых рек-притоков водохранилища – это экотоны, в которых происходит контакт двух типов водных масс с характерным для них зоопланктоном. Здесь формируются новые комплексы, отличающиеся от зоопланктона граничащих систем и имеющие тенденцию к увеличению видового разнообразия, количественного обилия, т.е. отвечающих понятию краевого эффекта.

6.2. ЗООПЛАНКТОН ДРУГИХ ФОНОВЫХ БИОТОПОВ

6.2.1. Зоопланктон зарослей макрофитов

Население беспозвоночных зарослей высшей водной растительности – специфический биоценоз, разнообразный по видовому составу и количественному обилию. Это типичное экотонное сообщество развивается на границе между водоемом и водосбором в динамичных и разнообразных условиях (Жгарева, 2001). По определению Ф.Д. Мордухай-Болтовского (1974) зона зарослей макрофитов приобретает характер “другого государства”, находящегося в пределах водной экосистемы, но живущего иной жизнью. В этих биотопах краевой эффект усиливается тем, что на мелководье в узком пространстве граничат вода, грунт и растения. Разнообразие биотопов, трофические условия, газовый и температурный режимы благоприятны для массового развития всех: планктонных, бентосных, перифитонных, нейстонных и нектонных гидробионтов. Преобладание того или иного сообщества организмов в составе биоценоза обусловлено месторасположением, глубиной, общей площадью и плотностью зарастания, а также соотношением площадей, занятых воздушно-водными, плавающими и погруженными растениями и их морфологическим строением (Зимбалевская, 1981). Кроме этого, на зооценозы макрофитов оказывает влияние тип водного объекта, а также степень антропогенной нагрузки на экосистему.

Биоценозы зарослей макрофитов имеют большое значение в жизни водного объекта. Они образуют своеобразный биофильтр между ним и водосбором, играют большую роль в самоочищении водоемов (Мережко, 1977). Формирование сообществ в зарослях растений происходит в достаточно изменчивых условиях, поэтому они уже приспособлены к широким колебаниям многих параметров среды и отличаются большей устойчивостью. Заросли высших водных растений обладают большой “буферной емкостью”, что выражается в наличии незаполненных экологических ниш даже в условиях мощного антропогенного пресса (Жгарева, 2001). Фитофильная фауна – наилучшая пища для многих видов рыб и их молоди, а сами заросли выступают в роли убежища для мальков и резерватами редких видов беспозвоночных. Для исследования зоопланктона зарослей макрофитов малых рек было рассмотрено животное население толщи воды зарослей. Пробы были собраны в июле 2001 г. на 44 участках 18 малых рек

Скорость течения и степень зарастания участков рек

Река	Станция	Скорость течения, м/с (средняя)	Степень зарастания, %		
			общая	гидрофитами	гелофитами
Маткома	д. Голодайка	0.15	5	3.5	1.5
	с. Зинкино	0.5	6	6	0
	выше с. Гаютино	0.2	5.5	4.5	1
Звана	д. Жуково	0.05	15	9	6
	д. Григорово	0.15	20.5	18	2.5
Андога	с. Никольское	0.15	13.5	3.5	10
	пос. Фанерный з-д	0.1	12.5	5.5	7
Ухтома	д. М.Фоминское	0.1	63	30	33
	с. Николо-Ухтома	0.15	31	15.5	15.5
Ухра	д. Солониново	0.15	47	22.5	24.5
	д. Токарево	0.2	56	29	27
	д. Взвоз	0.25	80	20	60
	д. Веретеново	0.45	30	15.5	14.5
	выше с.Арефино	0.15	88	28	60
Кабожа	с. Избоищи	0.15	50	37.5	12.5
	д. Кабожа	0.95	39	18	21
	с. Яковлевское	0.2	5	2.5	2.5
	с. Черенское	0.5	16.5	15	1.5
Песъ	д. Харчежа	0.15	4	3	1
	ниже п.Саоново	0.25	5.5	4.5	1
Обнора	выше с. Вараксино	0.5	38	21	17
	д. Маслово	0.2	18	7	11
	с. Рождественская сл.	0.3	10	5	5
Соть	выше д. Пустынь	0.35	59	39	20
	д. Голосово	0.15	80	22.5	57.5
	д. Корхово	0.45	50	30	20
	д. Ерденово	0.2	73.5	23.5	50
	д. Титово	0.25	15.5	9	6.5
Кастъ	выше с. Середа	0.1	49	39	10
	д. Слободищи	0.25	90	30	60
Мякса	д. Степанцево	0	1.5	0	1.5
	с. Мякса	0.1	1.5	0	1.5
Согожа	с. Андрюшино	0.65	56	19	37
	д. Кривое	0.1	16	13	3
Черная	с. Покровское	0.2	13.5	4	9.5
	д. Савкино	0.2	24	7.5	16.5
Веуч	д. Семеновское	0.2	36	29	7
	с. Никольское	0.25	29	19	10
Реня	д. Любегощи	0.35	47.5	47.5	0
	д. Косодавь	0.25	30	25	5
	д. Люберь	0.3	16.5	16.5	0
Казара	д. Заказарье	0.15	50	37.5	12.5
	с. Анисимово	0.4	23	20	3
	ниже п. Чагода	0.15	19.5	15	4.5

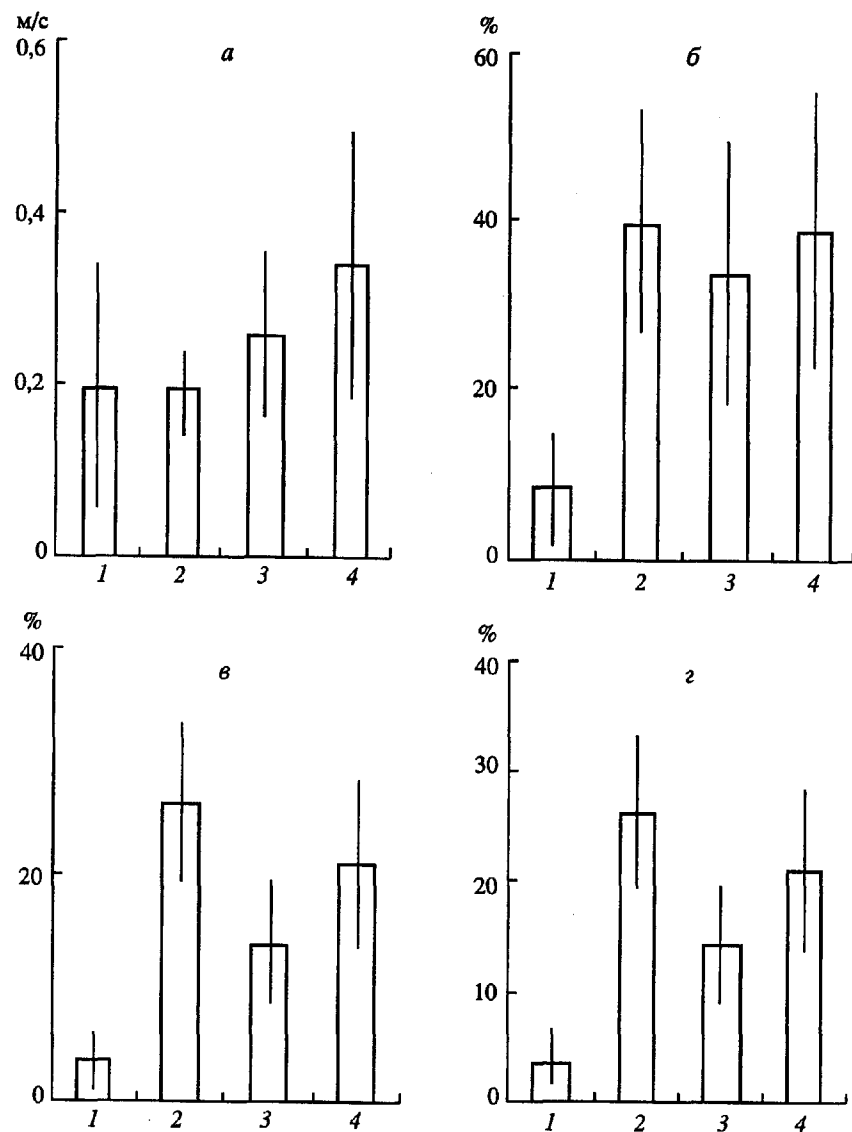


Рис. 13. Скорость течения (а), общая степень зарастания (б), степень зарастания гидрофитами (в), степень зарастания гелофитами (г) на малых реках различной протяженности

1 – до 50 км; 2 – от 50 до 100 км; 3 – от 100 до 150 км; 4 – свыше 150 км

Таблица 26

Количественные характеристики зоопланктона зарослей макрофитов

Река	Станция	Число видов	N, тыс. экз/м ³	B, г/м ³	H _N	H _B
Маткома	д. Голодаяка	11	26.5	2.16	2.77	1.85
	с. Зинкино	9	19.4	1.12	1.20	1.07
	выше с. Гаютино	15	19.3	1.45	1.78	0.88
Звана	д. Жуково	16	35.1	0.34	1.89	2.88
	д. Григорово	7	78.2	0.25	0.66	1.91
Андога	с. Никольское	15	23.6	1.25	2.56	2.11
	пос. Фанерный завод	19	23.7	0.91	3.70	2.94
Ухтома	д. М.Фоминское	14	15.2	0.32	2.99	3.05
	с. Николо-Ухтома	14	41.8	0.13	0.74	2.31
Ухра	д. Солониново	14	41.8	2.09	3.26	1.88
	д. Токарево	15	15.4	0.49	3.32	2.36
	д. Взвоз	14	27.3	1.48	3.21	1.66
	д. Веретеново	9	2.1	0.03	2.55	2.41
	выше с. Арефино	13	21.2	0.36	2.54	2.41
Кабожа	с. Избоищи	11	14.8	0.25	2.40	2.47
	д. Кабожа	8	36.8	0.08	0.29	0.64
	с. Яковлевское	5	1.7	0.02	1.52	1.78
	с. Черенское	14	27.9	3.39	2.99	1.28
Песь	д. Харчеха	11	3.1	0.08	2.46	2.58
	ниже п. Сазоново	10	3.5	0.38	2.66	1.00
Обнора	выше с. Вараксина	17	61.6	3.48	3.48	2.33
	д. Маслово	7	0.5	0.005	2.48	2.41
	с. Рождественская сл.	10	12.0	0.58	2.56	1.81
Соть	Выше д. Пустынь	12	14.2	0.29	2.39	2.22
	д. Голосово	11	11.2	0.05	1.84	2.63
	д. Корхово	13	10.6	0.27	2.79	2.25
	д. Ерденово	11	23.3	0.71	3.17	2.84
	д. Титово	11	15.9	0.39	2.16	2.01
Касть	выше с. Серета	10	23.8	0.62	2.49	1.94
	д. Слободищи	5	11.8	0.04	1.11	1.79
Мякса	д. Степанцево	13	11.4	0.09	1.60	2.19
	с. Мякса	9	2.9	0.02	3.07	1.95
Согожа	с. Андриюшино	10	9.5	0.20	2.97	2.47
	д. Кривое	13	37.4	3.41	1.99	1.14
Черная	с. Покровское	7	5.6	0.07	2.00	1.90
Веуч	д. Савкино	7	0.3	0.003	2.68	2.55
Шулма	д. Семеновское	15	24.5	0.50	3.20	3.14
	с. Никольское	13	21.8	0.45	3.12	2.91
Реня	д. Любегощи	4	18.5	0.04	1.04	1.40
	д. Косодавлъ	4	14.8	0.13	1.63	2.03
	д. Люберъ	11	14.5	0.12	2.09	3.01
Казара	д. Заказарье	17	36.8	1.38	3.10	2.10
Чагода	с. Анисимово	14	7.3	0.21	3.05	2.88
	ниже п. Чагода	20	56.2	4.71	3.43	1.84

(табл. 25). Независимо от степени зарастания пробы отбирались среди зарослей макрофитов.

Скорость течения была в среднем 0.25 м/с, в пределах от 0 до 1.4 м/с (см. табл. 25). На малых реках различной длины достоверных различий между скоростями течения зафиксировано не было (см. рис. 9, а). По скорости течения были выделены группы медленнотекущих и быстротекущих участков.

Заросли были представлены гидрофитами (от 0 до 47.5%) и гелофитами (от 0 до 57.5%) (по данным А.А. Боброва) (см. табл. 25). Корреляционный анализ не выявил зависимости степени зарастания от длины водотока, однако наблюдалась достоверно меньшая степень зарастания водотоков длиной менее 50 км, причем как по общей степени зарастания, так и по зарастанию отдельно гидро- и гелофитами (см. рис. 13, б-г).

В животном планктоне зарослей макрофитов было отмечено 39 видов планктонных беспозвоночных – 11 коловраток, 7 веслоногих и 21 ветвистоусых ракообразных. Среди доминирующих организмов обнаружены *Polyphemus pediculus*, *Chydorus sphaericus*, *Acroperus harpae*, *Pleuroxus striatus*, *P. truncatus*, *Graptoleberis testudinaria*, *Sida crystallina*, *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, *Eurycercus lamellatus*, *Ceriodaphnia pulchella*, *C. affinis*, *Eucyclops serrulatus*, *E. macrurus*, *Macrocyclus albidus*, науплиусы и копеподиты *Cyclopoida*, *Euchlanis dilatata*, *E. deflexa*, *Trichotria truncata*.

Число видов колебалось от 5 до 20 (табл. 26). Количество видов на участках малых рек различной длины не имело достоверных различий (см. рис. 14, а). Разнообразие *Cladocera* зависело от длины реки ($r = 0.35$; $p < 0.05$).

На быстротекущих участках при увеличении длины водотоков снижалось видовое разнообразие коловраток ($r = -0.48$; $p < 0.05$), возрастало число видов ветвистоусых ($r = 0.52$, $p < 0.05$) и общее число видов ($r = 0.48$, $p < 0.05$).

Численность зоопланктона исследованных участков колебалась от 2 до 78 тыс. экз/м³, составляя в среднем 21.0 тыс. экз/м³, биомасса – от 0.003 до 4.7 г/м³, в среднем 0.78 г/м³ (см. табл. 26). Плотность и биомасса зоопланктона зарослей макрофитов на малых реках не зависели от длины водотоков (см. рис. 14, б, в), и скорости течения (табл. 27). Численность и биомасса коловраток и веслоногих ракообразных на реках длиной до 50 км были достоверно ниже, чем на реках от 50 до 100 км и от 100 до 150 км (табл. 28). Различий в обилии отдельных таксономических

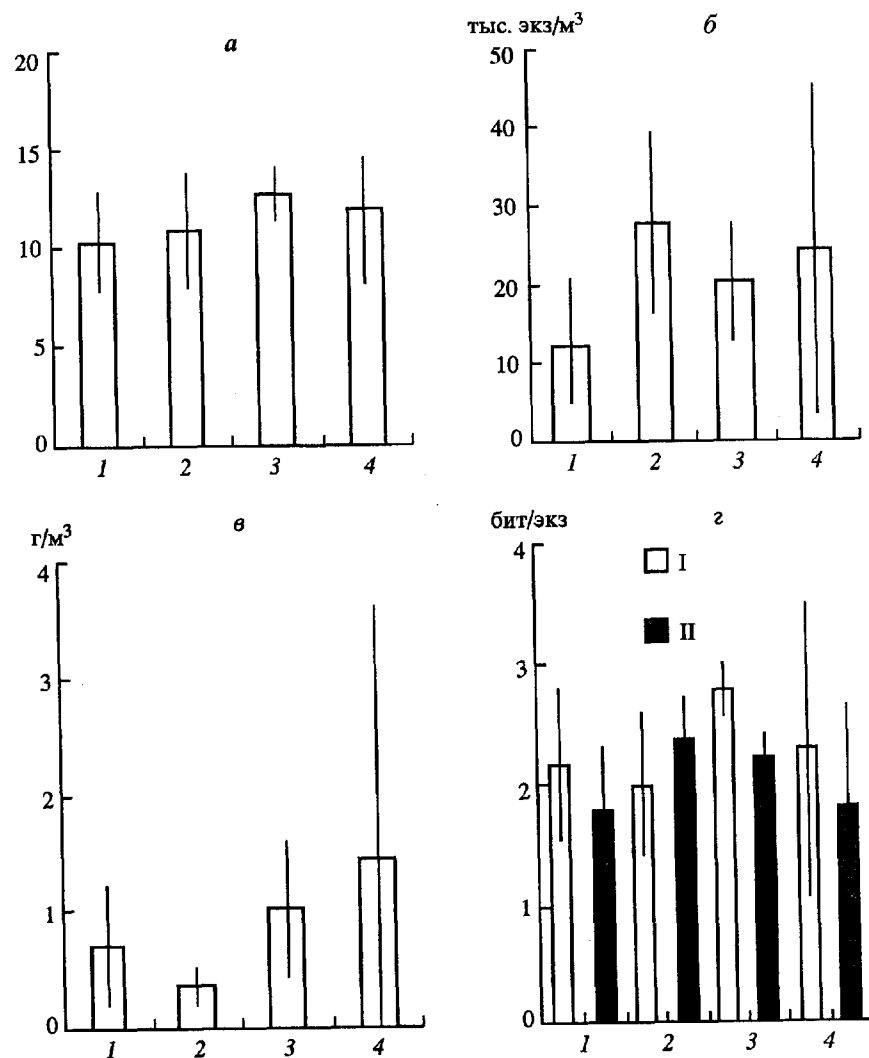


Рис. 14. Количественные характеристики зоопланктона зарослей макрофитов в малых реках различной длины

1 – до 50 км; 2 – от 50 до 100 км; 3 – от 100 до 150 км; 4 – свыше 150 км.
а – число видов; б – численность; в – биомасса; г – $N_N(I)$ и $N_B(II)$

групп на быстро- и медленнотекущих участках не было (см. табл. 27).

Зоопланктон зарослей макрофитов может зависеть от многих условий и в первую очередь от скорости течения. Корреляционный анализ показал, что увеличение скорости течения влияло на обилие

Таблица 27

Средние величины скорости течения, степени зарастания и видового состава зоопланктона быстротекущих и медленнотекущих участков

Показатель		Медленнотекущие	Быстротекущие
Скорость течения		0.1 ± 0.02	0.4 ± 0.1
Общая степень зарастания		30.7 ± 10.5	35.6 ± 12.1
Степень зарастания гидрофитами		15.8 ± 5.1	20.0 ± 5.6
Степень зарастания гелофитами		14.9 ± 7.0	15.6 ± 9.4
Число видов	Rotatoria	2 ± 0.5	2 ± 0.3
	Copepoda	2 ± 0.4	2 ± 0.5
	Cladocera	8 ± 1.4	6 ± 1.5
	Всего	12 ± 1.6	10 ± 1.8
Численность, тыс. экз/м ³	Rotatoria	7.1 ± 6.1	5.9 ± 4.5
	Copepoda	5.6 ± 2.4	5.1 ± 2.4
	Cladocera	10.1 ± 4.3	7.2 ± 6.1
	Всего	22.9 ± 7.4	18.3 ± 6.9
%	Rotatoria	27.1 ± 11.3	35.0 ± 17.6
	Copepoda	28.9 ± 8.7	32.7 ± 13.7
	Cladocera	44.0 ± 12.4	32.2 ± 15.0
Биомасса, г/м ³	Rotatoria	0.014 ± 0.012	0.012 ± 0.009
	Copepoda	0.101 ± 0.05	0.139 ± 0.08
	Cladocera	0.7 ± 0.5	0.6 ± 0.5
	Всего	0.8 ± 0.5	0.7 ± 0.5
%	Rotatoria	7.6 ± 6.2	15.6 ± 14.9
	Copepoda	29.2 ± 10.1	36.0 ± 15.6
	Cladocera	63.3 ± 13.0	48.5 ± 18.2
N	По численности	2.4 ± 0.3	2.3 ± 0.4
	По биомассе	2.2 ± 0.2	2.0 ± 0.3

коловраток ($r = 0.32$, $p < 0.05$) и способствовало снижению выравниваемости зоопланктона по биомассе ($r = -0.32$, $p < 0.05$).

На быстротекущих участках отмечено влияние скорости течения на число видов ($r = -0.62$, $p < 0.05$), численность ($r = 0.49$, $p < 0.05$) и биомассу ($r = 0.49$, $p < 0.05$) коловраток. На медленнотекущих участках скорость течения не оказывала решающего влияния ни на один из показателей зоопланктона. Важной характеристикой условий формирования зоопланктона может выступать степень зарастания участков. Однако на проверку оказалось, что увеличение степени зарастания достоверно определяет лишь увеличение численности Copepoda ($r = 0.37$, $p < 0.05$). На быстротекущих участках увеличение степени зарастания гидрофитами способствовало увеличению доли коловраток в биомассе зоопланктона ($r = 0.47$, $p < 0.05$).

Таблица 28

Средние величины численности (экз/м³), биомассы (г/м³) и соотношения таксономических групп зоопланктона зарослей макрофитов на малых реках различных категорий

Параметр	Категория рек по длине			
	до 50 км	от 50 до 100 км	от 100 до 150 км	свыше 150 км
Численность				
Rotatoria	534 ± 550	15 916 ± 12 772	2551 ± 1215	7450 ± 14931
Copepoda	1828 ± 1629	5551 ± 1999	7220 ± 3087	5613 ± 7655
Cladocera	9822 ± 9372	6598 ± 5014	10 294 ± 6244	11 073 ± 14 808
Доля от общей численности				
Rotatoria	12.7 ± 18.2	51.6 ± 23.2	22.3 ± 10.0	26.6 ± 41.0
Copepoda	30.3 ± 29.3	24.0 ± 11.2	37.6 ± 11.2	24.8 ± 23.1
Cladocera	56.9 ± 37.7	24.4 ± 16.5	40.1 ± 12.0	48.6 ± 30.3
Биомасса				
Rotatoria	0.0008 ± 0.0008	0.03 ± 0.02	0.005 ± 0.002	0.01 ± 0.02
Copepoda	0.03 ± 0.02	0.08 ± 0.02	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.1
Cladocera	0.7 ± 0.8	0.2 ± 0.2	0.8 ± 0.6	1.4 ± 2.1
Доля от общей биомассы				
Rotatoria	2.2 ± 3.8	24.9 ± 19.2	3.0 ± 2.8	16.6 ± 38.9
Copepoda	35.8 ± 36.3	33.2 ± 15.0	33.8 ± 12.5	16.0 ± 16.8
Cladocera	62.0 ± 38.5	42.0 ± 22.8	63.3 ± 13.5	67.4 ± 36.1
n	7	12	14	11

Увеличение степени зарастания на медленнотекущих участках влияло на численность и биомассу веслоногих ракообразных ($r = 0.44$ и $r = 0.47$, $p < 0.05$ соответственно), причем в большей мере это зависело от степени зарастания гидрофитами ($r = 0.47$ и $r = 0.48$, $p < 0.05$ соответственно). Повышение степени зарастания гидрофитами вызывало и повышение числа видов веслоногих ($r = 0.41$, $p < 0.05$). Обилие веслоногих и ветвистоусых ракообразных, величины индексов Шеннона, рассчитанные по биомассе, также определялись степенью зарастания ($r = 0.40$, $r = -0.42$, $r = 0.40$, $p < 0.05$ соответственно), причем определенную роль в этом играло развитие гелофитов ($r = 0.43$, $r = -0.43$, $r = 0.40$, $p < 0.05$).

Таким образом, количественное обилие, видовое разнообразие и выравниваемость зоопланктона зарослей макрофитов не зависят от длины водотоков. Отличия выявлены по обилию от-

дельных таксономических групп – чем больше протяженность реки, тем большее число видов ветвистоусых ракообразных. Кроме этого, очень малые и самые малые реки (до 50 км) по сравнению с средне-малыми реками (от 50 до 150 км) характеризуются меньшей численностью и биомассой коловраток и ветвистоусых ракообразных. При увеличении степени зарастания наибольшего обилия достигают веслоногие ракообразные – повышается их численность на фоне относительного снижения доли ветвистоусых.

Увеличение скорости течения способствует повышению обилия коловраток и снижению выравненности зоопланктона. Однако зоопланктон зарослей макрофитов быстро- и медленнотекущих участков не различается, хотя на быстротекущих участках глубже проявляется зависимость развития от различных гидрологических и морфометрических характеристик водотоков. В частности, при увеличении длины водотоков снижается число видов коловраток, но увеличивается общее число видов за счет повышения разнообразия кладоцер. При усилении скорости течения сокращается число видов, но возрастает обилие коловраток. Увеличение степени зарастания быстротекущих участков способствует повышению доли коловраток в биомассе зоопланктона. На медленнотекущих участках при увеличении степени зарастания гидрофитами наблюдается рост обилия веслоногих, а при увеличении зарастания гелофитами также возрастает доля веслоногих и выравненность зоопланктона по биомассе, но снижается численность ветвистоусых ракообразных.

Максимального обилия достигают организмы, наиболее приспособленные к жизни в условиях проточности – коловратки при увеличении зарастания быстротекущих участков и веслоногие ракообразные на медленнотекущих зарастающих участках.

6.2.2. Зоопланктон быстротекущих участков рек с открытым стрежнем и рипалью, зарастающей макрофитами

В створе некоторых быстротекущих участков рек в летний период четко выделяются две зоны – прибрежно-водной растительности на рипали и свободной от зарослей медиали. Видовой состав и распределение зоопланктона таких участков изучали летом – в период максимального развития зарослей. Исследовались участки вдольберегового типа зарастания сквозного подтипа (Колбовский, Жихарев, 2000). Для выяснения различий видового

Зоопланктон медиали и рипали участка р. Ильди

Показатель		Медаль	Рипаль
Число видов	Rotatoria	5 ± 0.67	4 ± 0.54
	Copepoda	2 ± 0.54	2 ± 0.43
	Cladocera	2 ± 0.15	2 ± 0.24
	Bcero	9 ± 0.54	9 ± 0.88
Численность	Rotatoria, %	*96.9 ± 1.2	93.0 ± 1.1
	Copepoda, %	*2.3 ± 0.4	6.8 ± 1.0
	Cladocera, %	0.7 ± 0.3	0.2 ± 0.4
	Bcero, тыс.экз/м ³	*13.6 ± 4.2	35.2 ± 3.1
Биомасса	Rotatoria, %	*84.3 ± 2.7	57.0 ± 2.2
	Copepoda, %	*10.6 ± 2.1	42.8 ± 1.7
	Cladocera, %	*5.0 ± 1.9	0.2 ± 0.09
	Bcero, г/м ³	*0.03 ± 0.007	0.11 ± 0.009
H_N		0.94 ± 0.4	1.19 ± 0.06
H_B		*1.23 ± 0.4	1.86 ± 0.14

* Достоверные различия.

состава зоопланктона в этих двух зонах в июле 1999 г. в течение 2.5 часов исследовали участок р. Ильдь. Всего было собрано и обработано 12 проб, по 6 в каждой зоне.

На стрежне реки шириной 1.5 м скорость течения составляла от 0.3 до 0.4 м/с. На рипали, где прибрежно-водная растительность была представлена осоками и рдестами, скорость течения падала примерно вдвое.

По числу видов достоверных отличий между зоной рипали и медиали отмечено не было (табл. 29), однако численность и биомасса зоопланктона были достоверно выше в зоне прибрежно-водной растительности на рипали, в 2.6 и 3.6 раз соответственно.

По численности в обеих зонах преобладали коловратки, однако на зарастающей рипали было достоверно выше обилие Cyclopoida. Доминировали *Euchlanis dilatata* и *E. deflexa*. По биомассе на стрежне реки достоверно наибольшего обилия достигали коловратки, в зарастающем прибрежье – Cyclopoida. На медиали по биомассе доминировала *Euchlanis dilatata*, на рипали – *E. dilatata*, *E. deflexa*, *Euscyclops serrulatus*. Кроме этого, по достоверно большей величине индекса Шеннона, рассчитанного по биомассе, можно сказать, что зоопланктон зарастающей рипали был более выровнен.

Таким образом, зоопланктон зарослей прибрежно-водных макрофитов в период их максимальной вегетации по сравнению с незаросшей медиалью количественно более развит и выровнен за счет веслоногих ракообразных.

6.2.3. Зоопланктон в завихрениях воды

В зависимости от уровня воды и скорости течения, морфометрических особенностей участка и наличия притоков создаются специфические зоны – турбулентные завихрения. В этих зонах регистрируются снижение скорости течения и циркуляция воды в пределах определенных границ. Отметим, что временной интервал существования таких зон может быть самым различным – от нескольких суток до нескольких месяцев. Для примера рассмотрим скорость течения, видовой состав и трофическую структуру зоопланктона в подобной зоне на участке р. Искры (Вологодская обл., Череповецкий р-н) и р. Куекши (Костромская обл., Островский р-н).

В июле 1996 г. наблюдали возникший после дождевого паводка омуток-воронку – $20 \times 15 \text{ м}^2$ (рис. 15, а).

Скорость течения на стрежне реки выше и ниже омутка составляла 0,25 м/с, а в омутке она снижалась до 0,15 м/с. Численность зоопланктона выше омутка была 1,7 тыс. экз/м³, биомасса – 0,025 г/м³ (см. рис. 15, б, в). В зоне завихрения отмечено увеличение численности и биомассы в 2,2 и 1,8 раз соответственно. Интересно, что такая воронка может служить и местом повышенного самоочищения, так как в ней происходит осаждение детрита, вследствие чего увеличивается доля собирателей-эврифагов, добывающих пищу на поверхности субстрата (см. рис. 15, г). Ниже по течению обилие этой группы снижалось, но возрастала доля первичных фильтраторов, добывающих пищу в толще воды.

На участке р. Куекши подобное завихрение воды образовалось в затонине и могло существовать в течение нескольких месяцев (рис. 16, а).

Затонины создаются потоком воды, подходящим к берегу под углом и разрушающим прибрежную часть ухвостья побочня. Скорость течения, равная 0,7 м/с на перекате, в зоне турбулентного завихрения снижалась до 0,2 м/с. В зоопланктоне затонины наблюдалось незначительное увеличение числа видов – с 4 до 6. Здесь в отличие от зоопланктона участка, расположенного выше, отмечались не только коловратки и ювенильные стадии циклопов, но и взрослые особи Cyclopoida – *Eucyclops serrulatus*, а также представители Cladocera – *Alona quadrangula*.

Численность зоопланктона на перекате выше зоны турбулентного завихрения составляла 0,74 тыс. экз/м³, в затонине увеличивалась до 0,92 тыс. экз/м³, биомасса – с 0,0012 до

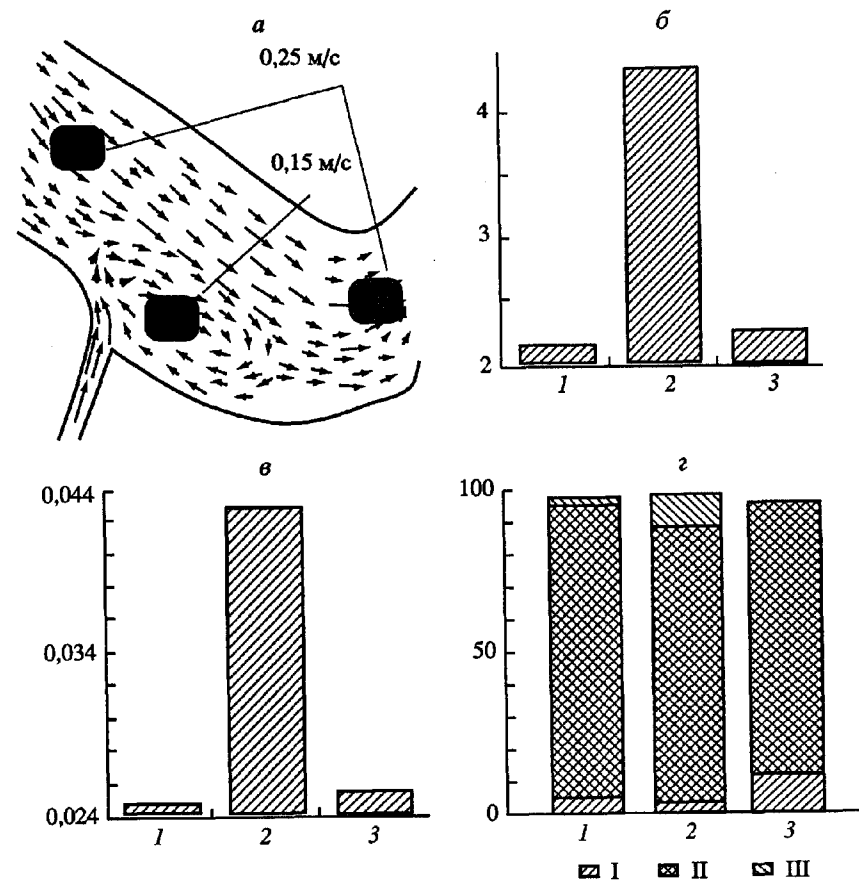


Рис. 15. Скорость течения (а), численность, тыс. экз/м³ (б), биомасса, г/м³ (в) и трофическая структура (г) зоопланктона участка р. Искры

I – первичные фильтраторы и вертикальные, добывающие пищу в толще воды; II – вторичные фильтраторы (II) и собиратели-эврифаги, добывающие пищу с поверхности субстрата (III)

0,0029 г/м³ соответственно (см. рис. 16, б, в). При этом сокращалось обилие коловраток и увеличивалась доля ракообразных. В трофической структуре также отмечались изменения: в затонине наблюдалось увеличение доли вертикальных, добывающих пищу в толще воды, и ювенильных стадий развития Cyclopoida.

Таким образом, в зоопланктоне омутка и затонины в турбулентных завихрениях воды, вследствие снижения скорости течения, механической концентрации пищевых веществ и организмов

ЗООПЛАНКТОН МАЛЫХ РЕК ПОД ВЛИЯНИЕМ АНТРОПОГЕННЫХ И ЗООГЕННЫХ НАРУШЕНИЙ

7.1. ЗООПЛАНКТОН ЗАГРЯЗНЯЕМЫХ УЧАСТКОВ МАЛЫХ РЕК

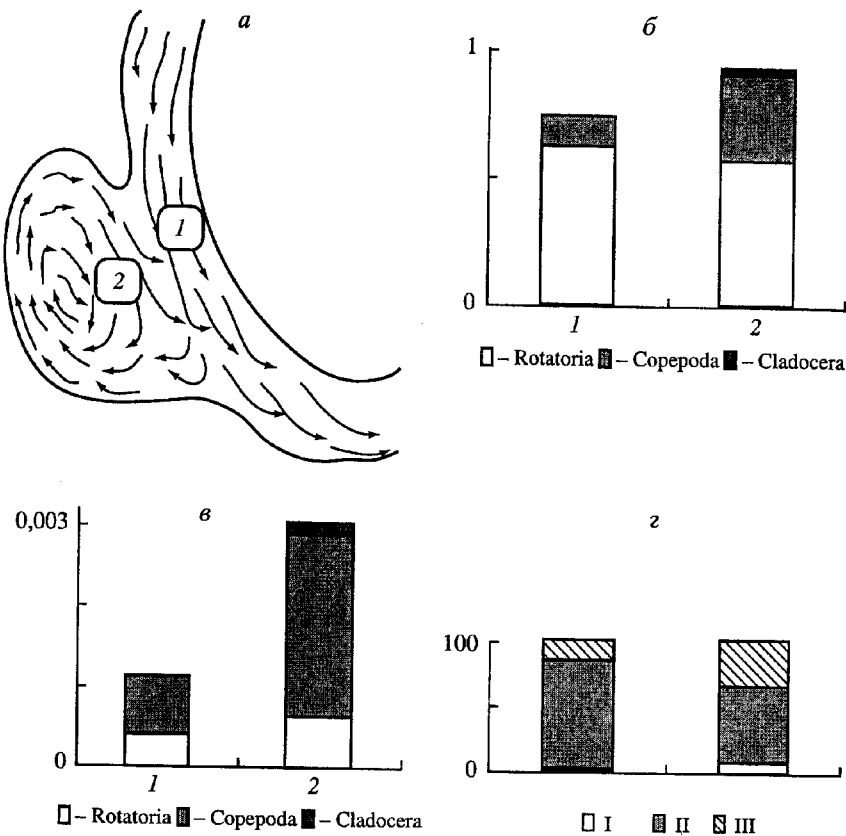


Рис. 16. Скорость течения (а), численность, тыс. экз./м³ (б), биомасса, г/м³ (г) и трофическая структура, % (з) зоопланктона участка р. Кукши

I – вертикаторы и первичные фильтраторы, добывающие пищу в толще воды; II – вертикаторы и вторичные фильтраторы, добывающие пищу с поверхности субстрата; III – смешанная группа ювенильных стадий Cyclopoida

происходит увеличение количественных характеристик; ведущую роль среди зоопланктеров играют ракообразные. Изменяется и трофическая структура – на участках с меньшими скоростями течения увеличивается доля ползающе-плавающих эврифагов, в быстротекущих зонах – группы из ювенильных стадий различных видов циклопов.

При исследовании основных факторов формирования и распределения зоопланктона малых рек невозможно не учитывать антропогенное загрязнение. Малые реки служат индикаторами физико-географических особенностей территории, степени ее освоения людьми и влияния их хозяйственной деятельности. Антропогенное воздействие вызывает глубокие изменения качества поверхностных вод, а его негативные последствия на малых реках видны раньше и резче, чем на других типах водных объектов (Вендров и др., 1981). Нарушение естественного режима стока меняет характер русловых процессов и жизнедеятельность водных организмов, что ведет к ухудшению качества воды.

Базовые исследования антропогенного воздействия (избыточного поступления биогенных и органических веществ) проводились на р. Латке – притоке Волжского плеса и на р. Ягорбе – притоке Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища. Выбор этих рек обусловлен также их типологическими особенностями: р. Латка относится к очень малым рекам, р. Ягорба к средне-малым. Фрагментарные исследования были осуществлены на реках в черте городов Ярославль (р. Которосль), Рыбинск (реки Черемуха, Коровка), Иваново (реки Талка, Увось), Солнечногорск, Клин, Дубна (р. Сестра). Эти реки испытывают влияние как активного загрязнения (сброс стоков промышленных предприятий), так и пассивного (вынос продуктов разложения минеральных и органических удобрений поверхностно-склоновыми и дренажными водами и т.д.).

Обратимся к важному вопросу – может ли зоопланктон малых рек быть индикатором качества воды как среды обитания гидробионтов?

7.1.1. Зоопланктон малых водотоков как индикатор их экологического состояния

Показатели видового состава и трофической структуры зоопланктона играют важную роль в оценке экологического состояния водных объектов, однако отношение к зоопланктону как показателю качества вод было неоднозначно. Существовало мнение, что зоопланктон не может характеризовать качество воды в месте отбора пробы, так как для каждого типа водных объектов характерно то или иное движение водных масс. Но благодаря целому ряду работ выявлено, что по зоопланктону можно устанавливать пространственные характеристики качества вод, их сезонные изменения по всему водоему и на отдельных его участках (Андроникова, 1980, 1988, 1989, 1996; Иванова, 1976 а, б; Кутикова, 1976; Чуйков, 1978, и др.).

Типы загрязнения подразделяются на два вида: *активное* – недоочищенные сточные воды предприятий или населенных пунктов и *пассивное* – стоки с сельхозугодий (Андрушайтис и др., 1981, 1984). В обоих случаях население гидробионтов малых рек из-за их быстрой реакции на внешнее воздействие является одним из лучших индикаторов.

В реках процесс эвтрофирования идет чаще гетеротрофным путем, что было показано при изучении р. Ижоры (Алимов, 1982, 2001). В местах сброса сточных вод происходило снижение интенсивности фотосинтеза фитопланктона, но здесь же были отмечены наибольшие показатели численности и биомассы животных толщи воды при наименьшем числе видов и величинах индексов Шеннона, а также упрощении трофической структуры.

Для определения экологической ситуации и качества вод малых рек уже проводились работы и по изучению зоопланктона. Наиболее значимые исследования посвящены изучению реакции отдельных групп зоопланктона – коловраток или ракообразных (Иванова, 1976 а, б; Кутикова, 1976). Основными критериями оценки качества среды служили общепринятые показатели: число видов, численность, биомасса, индекс видового разнообразия Шеннона, соотношение числа видов Cladocera и Copepoda, численности ветвистоусых и веслоногих, а также изменение индекса сапробности Пантле-Букка в модификации Сладечека.

Доля коловраток в водотоках разного трофического статуса велика. Так, в мезотрофных водах (реки Западная Двина, Припять) коловратки занимают около 60% от общей численности. В более продуктивных водах (реки Неман, Днепр) их доля

еще более возрастает (Крючкова, 1987). Переносимые речным потоком коловратки в пессимальные моменты способны сохранять себя, втянув внутрь тела нежные части. Стрежневая зона реки, как правило, содержит больше видов коловраток, чем прибрежная, так как в медиаль вымываются прибрежные, планктонобентосные и псаммофильные формы. Коловратки – микрофаги с вертикационным способом питания играют большую роль в самоочищении водотоков. Некоторые из них при загрязнении способны развиваться в массовом количестве (*Brachionus calyciflorus*, *B. angularis*, *Keratella tropica*, *K. valga*) (Кутикова, 1976).

В работах Л.А. Кутиковой (1976) для констатации сильного загрязнения отдельных участков реки определены различные показатели: выпадение видов из фауны Rotatoria, интенсивное развитие одного-двух показательных видов, присутствие видов – индикаторов загрязнения. Показано, что увеличение числа видов связано с процессами самоочищения реки и отмечается на участках, расположенных ниже вспышки массового развития одного-двух видов – индикаторов загрязнения. В мае–июне и в конце августа–начале сентября (в период максимального развития) коловратки могут быть наиболее эффективными индикаторами качества воды.

В работах, проведенных на малых реках Латвии (Участие сообществ зоопланктона..., 1981; Цимдинь, 1989 а, б), также отмечалось, что видовое разнообразие коловраток уменьшается под влиянием органического загрязнения. На участке, где биологическое самоочищение завершается, видовое разнообразие, характерное для фонового участка, не восстанавливается. Объясняется это согласно теории Ульмана (Uhlmann, 1975) тем, что самоочищение заканчивается в условиях среды, где индексы сапробности на одну-две ступени выше, чем на фоновом участке. Автограмм был модифицирован метод Сладечека (Sladeczek, 1971) вычисления количественных показателей вида-индикатора с определением сапробных валентностей, введено понятие экологической амплитуды вида-индикатора, предложен список видов-индикаторов, включающий 111 таксонов коловраток малых рек Латвии. Рассчитанные индексы оказались в основном более высокими по сравнению с величинами индексов Сладечека (Участие сообществ зоопланктона..., 1981). Мощным фактором, влияющим на их распределение, является скорость течения: на более грязных участках быстротекущей реки сапробность ниже, чем на менее грязных участках медленнотекущей (Участие сообществ зоопланктона..., 1981).

Коловратки стрессовой зоны реки не всегда могут быть хорошими индикаторами экологической ситуации, поскольку такие виды, как *Brachionus calyciflorus*, *B. urceus*, *B. rubens*, хотя и характерны для сильно загрязненных вод, но встречаются, подобно эвритопным видам *Filinia longiseta*, *Keratella quadrata*, и в чистых речных водах (Чуйков, 1975а).

Предпочтительность использования Crustacea при определении степени загрязнения рек основывается на значительной легкости отбора проб, их последующей обработки, больших размерах ракообразных по сравнению с другими планктонными организмами. М.Б. Ивановой (1976а) были проведены исследования на реках Московской, Ленинградской и Тверской областей. На основе полученных данных сделаны следующие выводы: на участках малых рек, испытывающих антропогенную нагрузку, уменьшается общее число видов ракообразных (при самоочищении число видов вновь увеличивается), происходит качественное и количественное обеднение ветвистоусых рачков вплоть до их полного исчезновения.

Уменьшение числа видов до двух-трех в сильно загрязненных участках вызывает изменения в трофической структуре зоопланктона. В наиболее загрязненных участках остаются собиратели, полифаги и небольшое число хватателей. Среди ракообразных из-за засорения фильтрационного аппарата взвешенными частицами полностью исчезают формы, потребляющие водоросли (Иванова, 1976а). В загрязненных водах констатируется массовое развитие хищников. Вследствие большой пищевой пластичности (циклопоида-хвататели, например, могут питаться частицами детрита с бактериальным населением и прикрепленными на них инфузориями) эти виды занимают здесь большие, чем в естественных условиях, ниши (Чуйков, 1978; Андроникова, 1980; Крылов, 1996; Brooks, 1969; Hrbacek, 1962).

Уменьшение величины коэффициента видового разнообразия, рассчитанного по формуле Шеннона, указывало на функциональную перестройку состава планктонных животных. На чистых участках рек величина индекса Шеннона в течение вегетационного периода находилась в пределах от 2.0 до 4.1. На загрязненных участках его значение сокращалось до нуля (Иванова, 1976а; Kulshrestha et al., 1989; Крылов, 1993).

М.Б. Иванова (1976а) выделила комплексы планктонных ракообразных в прибрежной зоне участков малых рек с разной степенью загрязнения. Трофические уровни рачкового зоопланктона на грязных участках реки (5-й класс по Драчеву, 1964) были представлены смешанным и хищным зоопланкто-

ном, а по типу питания – собирателями и хищниками. Чистые воды (2-й класс) представлены организмами с наиболее разнообразными типами питания: фильтрация, фильтрация + собирание, собирание, активный захват. При этом в массе развивались представители нехищного, смешанного и хищного трофических уровней.

7.1.2. Зоопланктон очень малой реки при избыточном поступлении органических и биогенных веществ

Для выделения изменений зоопланктона в условиях избыточного поступления органических и биогенных веществ проанализировали планктонное население очень малой реки Латки, испытывающей воздействие стоков сыродельного завода. Схема исследованных участков реки представлена на рис. 17.

Для анализа использованы данные по сезонной сукцессии зоопланктона в 1990–1994 гг. Сборы первичных материалов проводили на станциях 5–7. Станция 5 служила фоновым участком, располагаясь в 250 м выше сбросов; ст. 6 находилась в месте контакта сточных и речных вод; ст. 7 – на 2.5 км ниже.

На исследованном участке р. Латка характеризуется как медленнотекущая (рис. 18, а). Лишь в отдельные сезоны вегетационного периода на некоторых участках скорость течения увеличивалась. Чаще всего это происходило осенью – из-за дождевого паводка скорость потока особенно увеличивалась на станциях 6 и 7.



Рис. 17. Схема р. Латки и станций отбора проб

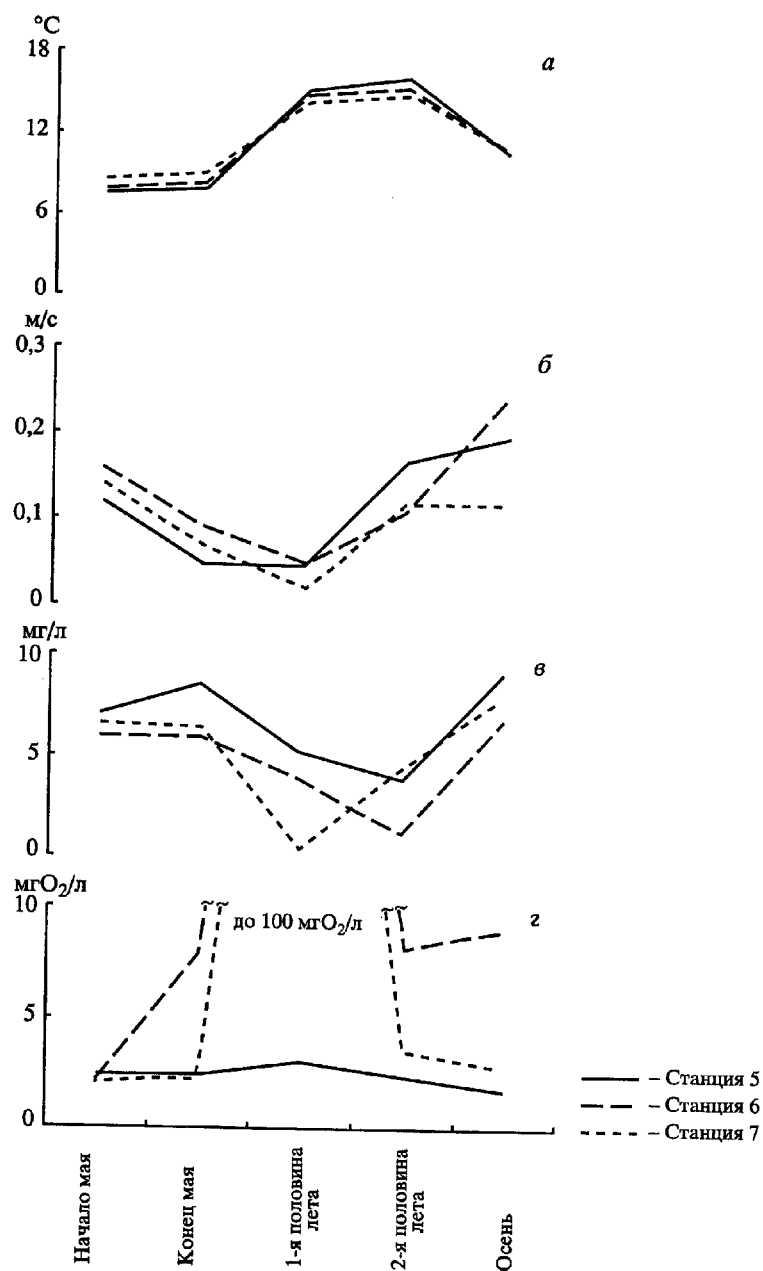


Рис. 18. Физико-химические параметры воды исследованного участка р. Латки
а – температура воды; б – скорость течения; в – кислород; г – БПК₅

Таблица 30

Индекс Шеннона зоопланктона исследованных участков р. Латки

Станция	Начало мая		Конец мая		Первая половина лета		Вторая половина лета		Осень	
	H _N	H _B	H _N	H _B	H _N	H _B	H _N	H _B	H _N	H _B
5	1.15	1.44	2.27	1.6	2.38	2.12	2.11	2.34	2.16	1.98
6	1.66	1.40	2.10	1.53	2.00	1.03	2.32	1.54	0.66	0.73
7	1.50	1.25	1.98	1.61	0.74	0.001	0.23	1.02	1.56	1.18

Таблица 31

Соотношение таксономических групп зоопланктона (%) исследованных участков р. Латки

Сезон	Станция	Обилие по численности				Обилие по биомассе			
		Rotatoria	Copepoda	Cladocera	Rotatoria	Copepoda	Cladocera	Rotatoria	Cladocera
Начало мая	5	4.5	85.2	10.3	0.9	92.4	6.7	92.4	6.7
	6	26.3	67.3	6.4	2.5	83.4	14.1	83.4	14.1
	7	10.1	79.3	10.6	1.9	87.7	10.4	87.7	10.4
Конец мая	5	9.9	87.1	3.0	1.5	92.3	6.2	92.3	6.2
	6	53.4	42.4	4.2	23.8	60.8	5.4	60.8	5.4
	7	2.6	78.0	8.4	1.1	91.6	9.5	91.6	9.5
Первая половина лета	5	8.2	44.6	47.2	6.3	30.8	68.9	30.8	68.9
	6	85.1	7.6	7.3	62.4	25.1	12.5	25.1	12.5
	7	8.0	84.5	7.5	1.5	88.3	10.5	88.3	10.5
Вторая половина лета	5	3.0	84.1	12.9	2.6	78.3	19.1	78.3	19.1
	6	28.5	66.9	4.6	8.6	72.1	19.3	72.1	19.3
	7	97.3	1.3	1.4	88.2	9.6	2.2	9.6	2.2
Осень	5	12.0	68.3	19.7	4.1	55.6	40.3	55.6	40.3
	6	6.2	93.7	0.1	3.1	96.8	0.1	96.8	0.1
	7	25.6	72.3	2.1	9.8	83.9	6.3	83.9	6.3

Максимального прогрева вода реки достигала в августе (см. рис. 18, б).

Снижение содержания растворенного кислорода ниже фоновых значений под действием стоков на протяжении всего периода исследований отмечалось как в месте контакта сточных и речных вод, так и 2.5 км ниже (см. рис. 18, в).

Интенсивность снижения кислорода зависела от двух факторов: скорости течения и температуры воды. Так, в июле при отсутствии течения отмечались критические для гидробионтов концентрации кислорода в месте сброса сточных вод и 2.5 км ниже, где в месте сужения русла на поверхности воды образовывалась бактериальная пленка. В августе содержание кислорода было самым низким, что связано с максимальным прогревом воды и более интенсивными процессами разложения органических веществ. Лишь в сентябре при максимальной проточности качество воды на фоновой станции по величине БПК₅ находилось на границе *чистых* и *умеренно-загрязненных* вод.

В месте контакта сточных и речных вод в течение всего периода, за исключением сентября, вода характеризовалась как *грязная*. В меженный период, при почти полном отсутствии течения на этой станции отмечено самое низкое качество воды — *очень грязный участок*. Участок реки 2.5 км ниже сброса стоков большую часть вегетационного периода характеризовался как *умеренно-загрязненный-загрязненный*, а в летнюю межень относился к категории *очень грязных вод*. В мае, по окончании паводка и прогревании воды сточные воды выступают в роли фактора, стимулирующего увеличение количества зоопланктона, что отражается в увеличении показателей видового разнообразия (табл. 30), биомассы на станциях 6 и 7 по сравнению с фоновым участком (рис. 19, в). По численности и биомассе на всех участках доминировали веслоногие ракообразные, однако относительная доля коловраток и ветвистоусых была выше на загрязняемых станциях (табл. 31).

В трофической структуре зоопланктона в зоне контакта сточных и речных вод доминировали ювенильные стадии циклопов, коловратки-вертикатеры, добывающие пищу в толще воды, а на фоновом участке и 2.5 км ниже стоков — ювенильные стадии циклопов, кладоцеры, вторичные фильтраторы, добывающие пищу с поверхности субстрата (табл. 32).

В конце весны в зоопланктоне фоновой участка отмечалось в среднем пять видов, а численность и биомасса составляли в среднем 0.68 тыс. экз/м³ и 0.005 г/м³ (см. рис. 19, а-в). В трофиче-

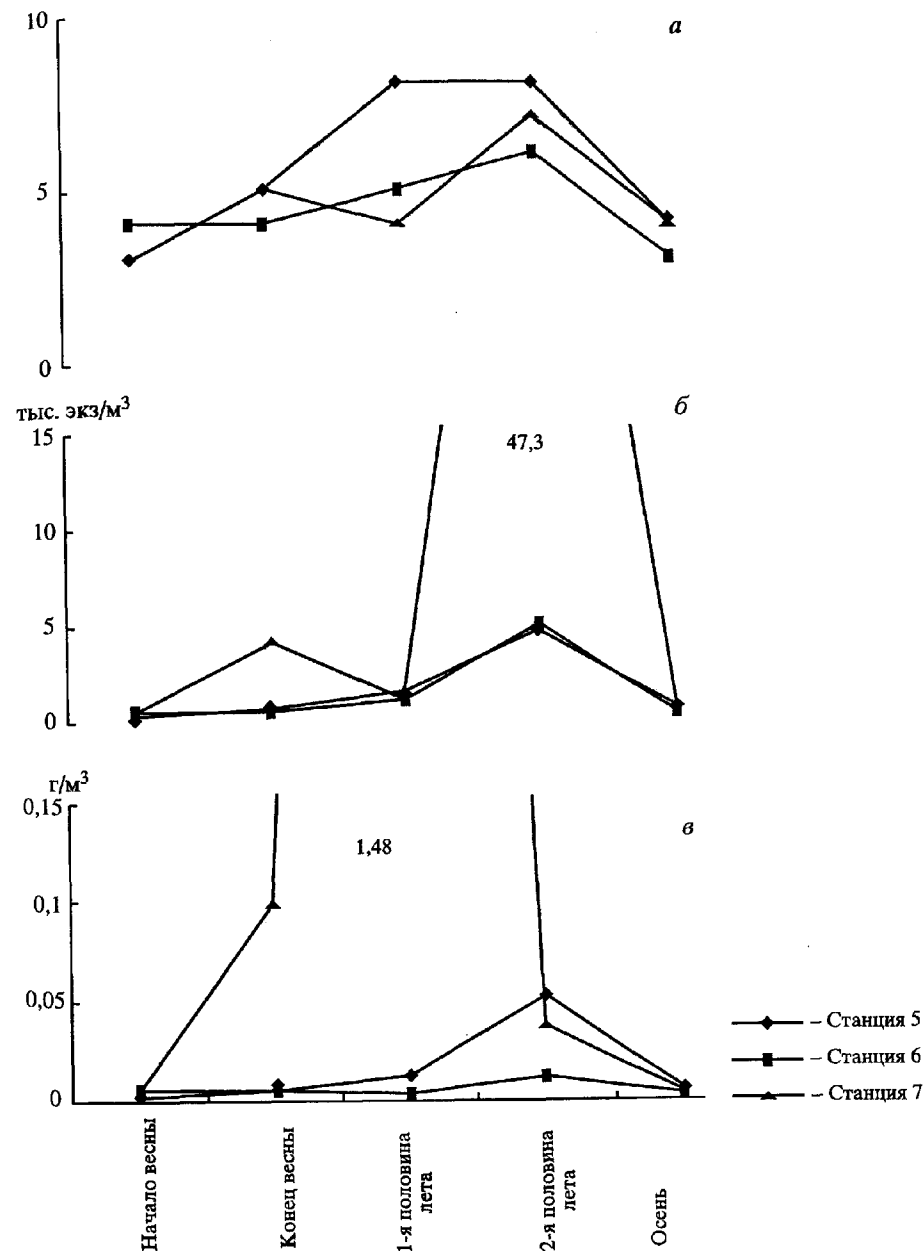


Рис. 19. Число видов (а), численность (б) и биомасса (в) зоопланктона исследованных участков р. Латки

Таблица 32

Соотношение экологических групп (%) в зоопланктоне фонового и загрязняемых участков р. Латки

Сезон	Станция	Экогруппа, %*							
		1	2	3	4	5	6	8	9
Начало мая	5	0	0	4	0	12	0	0	72
	6	25	0	15.3	0	0	7.6	0	52.1
	7	0	10	0	0	10	0	0	80
Конец мая	5	10	0	12	0	3	0	0	75
	6	0	0	13	0	4	23	0	59.9
	7	0	0	5	0	15	4	0	70
Первая половина лета	5	41.2	0	0	4	0	0	0	54.6
	6	49.9	0	0	23	0	7.6	19.2	0
	7	3	0	0	5	8	70.9	0	13.1
Вторая половина лета	5	5.9	0	0	1	1.7	10.3	12	68.8
	6	4	0	0	0	5.1	41.9	24	25
	7	0.2	0	0	0.1	0	1.3	97.2	0.1
Осень	5	0	0	0	12	20	12	0	56
	6	0	0	0	6.2	0	0	0	93.7
	7	0	0	0	11.5	0	6.9	16.2	65.1

* 1 – плавание / первичные фильтраторы и вертикаторы; 2 – плавание / фильтрация + захват; 3 – плавание / хищники; 4 – плавание + ползание / вертикаторы; 5 – ползание + плавание / вторичные фильтраторы; 6 – ползание + плавание / собиратели фито-, детрито- и эврифаги; 8 – прикрепление к субстрату + плавание / вертикаторы; 9 – смешанная по типу питания и передвижения в пространстве группа ювенильных стадий *Cyclopoida*.

ской структуре доминировали хищники, питающиеся в толще воды (см. табл. 32).

Сточные воды оказывали отрицательное влияние на видовое разнообразие зоопланктона на ст. 6 – число видов и выравненность зоопланктона в месте поступления стоков были ниже, чем на фоновом участке (см. рис. 19 а–в; табл. 30). По численности преобладали коловратки и веслоногие ракообразные, по биомассе – веслоногие (см. табл. 31). По способу питания первенствовали вертикаторы, добывающие пищу с поверхности субстрата (см. табл. 32) за счет доминирования коловраток р. *Brachionus*.

В 2.5 км ниже поступления сточных вод (ст. 7) численность и биомасса зоопланктона превышали фоновые значения в 6 и 20 раз соответственно (см. рис. 19, б, в), но величины индексов Шеннона были ниже (см. табл. 30). Среди трофических групп преобладали собиратели фито-, детрито- и эврифаги, добывающие пищу с поверхности субстрата (см. табл. 31).

Следовательно, в конце весны наблюдали две различные реакции зоопланктона на высокую степень органической нагрузки: в зоне поступления стоков отмечен регресс, а 2.5 км ниже – переходное состояние, при котором не происходило угнетения количественного обилия, а напротив, зарегистрирована его стимуляция, но за счет видов, способных переносить условия загрязнения.

В первой половине лета в межень период на фоновом участке численность и биомасса зоопланктона составляла в среднем 1.5 тыс. экз/м³ и 0.012 г/м³ (см. рис. 19, б, в). По численности доминировали ветвистоусые и веслоногие ракообразные, по биомассе – ветвистоусые (см. табл. 31). В трофической структуре преобладали первичные фильтраторы, добывающие пищу в толще воды, за счет кладоцер родов *Daphnia*, *Ceriodaphnia* и *Bosmina* (табл. 32).

В зоне поступления стоков количественное обилие зоопланктона было меньше фоновых. Основу составляли коловратки.

Наряду с первичными фильтраторами развивались группы плавающе-ползающих вертикаторов (р. *Brachionus*, *Lecane*), а также вертикаторы, способные вести прикрепленный к субстрату и плавающий образ жизни (р. *Rotaria*).

В 2.5 км ниже поступления стоков показатели видового разнообразия были минимальными, но количество зоопланктона превышало фоновые величины за счет доминирования веслоногих (р. *Eucyclops*). Основу трофической структуры составляли собиратели эврифаги, добывающие пищу с поверхности субстрата.

Во второй половине лета, когда чаще наблюдаются дождевые паводки, на фоновом участке численность и биомасса зоопланктона была 4.6 тыс. экз/м³ и 0.05 г/м³ (см. рис. 19, б, в), преобладали веслоногие ракообразные (см. табл. 31). Среди экологических групп доминировали вторичные фильтраторы, собиратели фито-, детрито- и эврифаги (сем. Chydoridae, *Eucyclops serrulatus*), добывающие пищу с поверхности субстрата. Это было вызвано накоплением ОВ и сносом этих организмов с участков расположенных выше.

В зоне контакта сточных и речных вод наблюдалось снижение видового разнообразия (см. табл. 30). Количественное обилие зоопланктона было выше, чем на фоновой станции, что могло быть определено дождевыми паводками, обновившими водные массы после летней межени. По сравнению с фоновым участком увеличивалось обилие коловраток: т.е. дополнительное поступление органических и биогенных веществ вновь оказывало стимулирующее влияние. По типу питания, как и на фоновом

Таблица 33

Коэффициенты корреляции между показателями видового состава зоопланктона и БПК₅ ($n = 56$; $p < 0.05$) р. Латки

Показатель видового состава зоопланктона	БПК ₅
Число видов	-0.68
Численность Rotatoria	0.70
Обилие Rotatoria от общей биомассы	0.76
H_N	-0.79

участке, преобладали ползающе-плавающие собиратели фито-, детрито- и эврифаги, но здесь они составляли в среднем 42%, в то время как на фоновом участке – 10.3% (см. табл. 32).

В 2.5 км ниже поступления стоков паводковые воды способствовали возникновению эффекта вторичного загрязнения. В трофической структуре доминировали прикрепленно-плавающие вертикаторы (р. *Rotaria*). Они способны развиваться в массовом количестве на загрязненных грунтах, но после дождевых паводков из-за взмучивания, а также вследствие сноса вниз по течению занимают ведущее положение и в толще воды. Вследствие этого по сравнению с фоновым участком численность зоопланктона увеличивалась в среднем в 10.2 раза, а биомасса уменьшалась в 1.3 раза.

В осенний сезон зоопланктон загрязняемых участков по сравнению с зоопланктоном фонового имел более низкие показатели видового разнообразия (см. рис. 19, а, табл. 30). Максимальная численность зоопланктона была в 2.5 км ниже стоков, биомассе – на фоновом участке (см. рис. 19, б, в). Минимальное количество зоопланктона было в месте непосредственного поступления сточных вод, что определялось их более сильным влиянием (см. рис. 19). В трофической структуре зоопланктона на фоновом участке доминировали ползающе-плавающие вторичные фильтраторы (сем. Chydoridae), в то время как на участках, испытывающих влияние стоков – прикрепленно-плавающие вертикаторы (р. *Rotaria*) (см. табл. 32).

Изменения показателей видового состава зоопланктона, которые считаются характерными при антропогенном загрязнении – увеличение обилия коловраток, снижение видового разнообразия и выравнинности (Андроникова, 1996), определяется избытком легкоокисляющихся органических веществ (БПК₅) – характеристики, используемой для определения качества вод (Драчев, 1964; Олексив, 1992) (табл. 33).

7.1.3. Зоопланктон средне-малых и малых рек при избыточном поступлении органических и биогенных веществ

Участок средне-малой р. Ягорбы изучали в 1992–1994 гг. Ст. 1 – фоновая – на 1 км выше влияния стоков свиного комплекса и птицефабрики, ст. 2 – в 2 км ниже сброса сточных вод. Во второй половине мая аллогенное поступление органических и биогенных веществ способствовало повышению количественного обилия зоопланктона на ст. 2 по сравнению с фоновым участком (табл. 34). Были отмечены высокие численность и биомасса зоопланктона, смена доминирующей таксономической группы Rotatoria, характерной для данного периода, на Cladocera. Показатели видового разнообразия были ниже, чем на фоновом участке, возрастали величины соотношения $N_{Cladocera} / N_{Cyclopoida}$ (табл. 34).

По способу добывания пищи и перемещению в пространстве в зоопланктоне доминировали плавающие первичные фильтраторы, в том числе характерная для эвтрофных вод *Bosmina longirostris*, а также плавающе-ползающие вертикаторы, включая α -мезосапробов, коловраток р. *Brachionus*, а также *Euchlanis*. На фоновом участке преобладали вертикаторы, добывающие пищу в толще воды, в частности α - β -мезосапроб *Conochilus unicornis*.

В период летней межени в зоне влияния стоков сокращалось количество видов, но численность и биомасса оставались значительно выше, чем на фоновом участке. В трофической структуре доминировали плавающе-ползающие вертикаторы (р. *Brachionus*) и ползающе-плавающие вторичные фильтраторы (р. *Chydorus*). Основу зоопланктона по численности составляли Rotatoria, по биомассе – Cladocera. На фоновом участке основу зоопланктона составляли веслоногие и ветвистоусые ракообразные, доминировали плавающие первичные фильтраторы (рода *Bosmina*, *Ceriodaphnia*) и плавающие организмы / фильтрация + захват (р. *Synchaeta*).

Осенью сточные воды свиного комплекса и птицефабрики угнетали зоопланктон на ст. 2, что проявлялось в снижении числа видов, выравнинности, численности и биомассы (см. табл. 34). В трофической структуре доминировали плавающие хищники, ползающе-плавающие собиратели фито-, детрито-, эврифаги и вторичные фильтраторы. На фоновом участке в числе доминантов были те же группы, что и в летний период, но увеличивалось обилие ползающе-плавающих вторичных фильтраторов.

Таким образом, изменения зоопланктона средне-малой реки были аналогичны изменениям зоопланктона очень малой реки. Различие заключалось лишь в том, что преобладающей

Таблица 34

Основные показатели видового состава зоопланктона исследованных участков р. Ягорбы

Сезон	Станция	Число видов	Численность, тыс. экз/м ³	Биомасса, г/м ³	N_N	N_B	$\frac{N_{Cladocera}}{N_{Copepoda}}$	Доминирующие экологические группы
Весна	1	13	8.00	0.20	2.56	2.24	0.018	Плывание / вертикация; плавание / фильтраторы + захват
	2	13	33.25	0.72	1.50	0.74	54.6	Плывание / первичная фильтрация; плавание + ползание / вертикация; плавание / фильтрация + захват
Лето	1	16	12.00	0.55	2.71	2.35	2.4	Плывание / первичная фильтрация; плавание / фильтрация + захват
	2	11	48.68	0.98	1.90	1.74	0.85	Плывание / фильтрация + захват; плавание + ползание / вертикация; ползание + плавание / вторичная фильтрация
Осень	1	18	3.00	0.10	3.60	1.99	2.16	Ползание + плавание / вторичная фильтрация; плавание / первичная фильтрация; плавание / фильтрация + захват
	2	8	0.92	0.02	1.92	1.10	0.30	Ползание + плавание / собиратели фито-, детрито- и эврифаги; ползание + плавание / вторичная фильтрация; плавание / активный захват

Таблица 35

Абиотические показатели воды исследованных участков р. Сестры*

Станция, №	Скорость течения, м/с	O ₂ , мг/л	ХПК, мг/л	БПК ₅ , мгО ₂ /л	NH ₄ ⁺ , мг/л	PO ₄ ³⁻ , мг/л	ИЗВ
Июнь							
1	0.0	8.9	10.4	1.4	0.21	0.14	1
2	0.17	2.6	30.4	4.3	1.11	0.64	5
3	0.22	9.4	18.4	1.6	0.17	0.62	3
4	0.03	10.3	26.4	2.6	0.13	0.43	3
5	0.18	11	29.6	3.9	0.19	0.88	5
6	0.08	1.7	832	17	3.76	4.22	7
7	0.01	8.3	8	3.5	0.1	0.31	2
8	0.60	3.8	112	19	2.97	3.76	7
9	0.45	4.4	32	13	2.67	5.02	6
10	0.24	7.9	16	0.7	0.25	0.44	2
11	0.01	6.7	28.8	0.7	0.01	0.1	2
12	0.24	6.8	72	12	1.6	3.7	6
13	0.1	7.6	26.4	3	0.66	1.4	3
14	0.01	6.7	28.8	4.5	0.1	1.04	2
15	0.29	8.2	12	1.3	0.15	0.82	3
16	0.1	7.1	28.8	4.5	0.29	0.94	3
Сентябрь							
1	0.0	9.9	24	0.9	< 0.01	0.05	2
2	0.22	5.3	34	1.2	3.5	0.22	3
3	0.5	9.1	192	3.9	0.01	0.26	3
4	0.002	11.2	224	1.5	0.12	0.43	3
5	0.25	9	36.4	27	0.11	0.44	4
6	0.1	1.4	980	31	3.02	0.72	7
7	0.27	9.7	44.7	1.7	0.36	0.31	3
8	0.5	5.4	350	34	2.49	0.78	7
9	0.41	3.7	138	25	2.64	0.75	6
10	0.15	7.1	60.3	3.2	0.22	0.73	3
11	0.001	5.7	38.5	1.8	0.42	0.04	3
12	0.28	6.8	250	25	1.20	0.92	6
13	0.05	5.2	112	0.25	0.36	0.25	3
14	0.0001	6.5	57.6	3.6	0.29	0.24	3
15	0.35	9.8	61.6	7.7	0.10	0.21	3
16	0.30	7.7	80	2.7	0.15	0.187	4

* Данные по химии воды любезно предоставлены С.В. Моржухиной.

таксономической группой на очень малых реках из-за нестабильности гидрологических условий среды почти весь период исследований были Copepoda, а на средне-малом водотоке в различные сезоны – представители всех трех групп. Кроме этого, фоновый участок р. Латки в конце сезона оказывался более загрязненным в связи с меньшей способностью реки к самоочи-

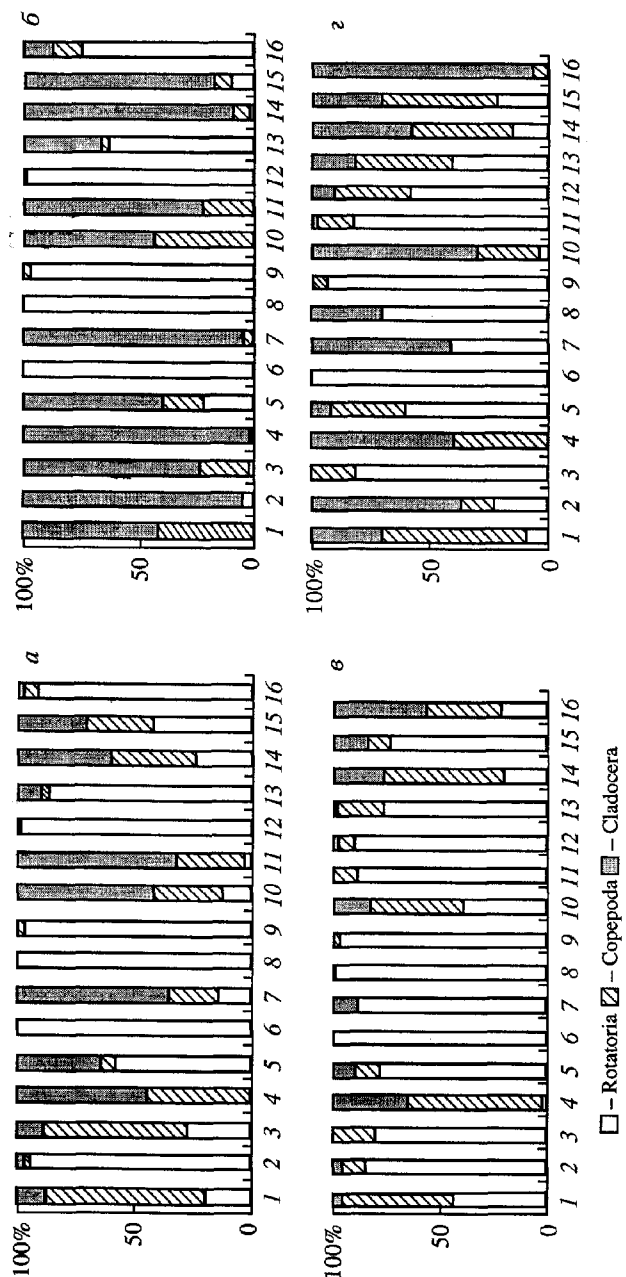


Рис. 20. Соотношение таксономических групп зоопланктона р. Сестры

а – от общей численности летом; б – то же осенью; в – от общей биомассы летом; г – то же осенью. 1–16 – станции

щению и, видимо, большей антропогенной нагрузкой на площадь водосбора.

Основной фактор среды, влияющий на зоопланктон лотических водных объектов – скорость течения на всех исследованных участках рек имел примерно одинаковую величину и не мог оказывать решающего влияния на видовой состав зоопланктона каждого участка. Как писал С.Д. Муравейский (1960, с. 320): “Авторы, работающие по загрязнению рек, показали, что наибольшее влияние на речной планктон оказывает не скорость течения, но изменения химического состава воды, в частности загрязнение, вносимое в реку, и следующий затем процесс самоочищения”. Это положение подтверждалось при анализе состояния зоопланктона малой р. Сестры (Московская обл.). Сбор материала проводили на 16 станциях в июне и сентябре 2000 г. Основные показатели химии воды, количественного состава бактерио- и зоопланктона представлены в табл. 35 и 36.

На основе данных химического анализа по величине индекса загрязненности воды (ИЗВ) было определено ее качество. В результате на шести станциях летом (ст. 2, 5, 6, 8, 9, 12) и четырех осенью (ст. 6, 8, 9, 12) вода характеризовалась как *грязная, очень грязная и чрезвычайно грязная*. На этих участках отмечали высокие величины численности и биомассы микроорганизмов – до 12–61 млн кл/мл и 37 043 мг/м³, в то время как на других станциях реки эти показатели находились в пределах 2–6 млн кл/мл и 134–565 мг/м³, соответственно.

В зоопланктоне при увеличении уровня загрязнения наблюдалось сокращение числа видов, численности и биомассы до 0.05 тыс. экз/м³ и 0.00001 г/м³ соответственно, индекса Шеннона до 0.1–0.9, увеличение доли коловраток до 76–99% от общей численности и 58–93.5% от общей биомассы (рис. 20), доминирование видов-индикаторов α-мезосапробных вод (коловраток *Rotaria rotatoria*; *R. neptunia*, *Brachionus angularis*; *B. calyciflorus*; *B. rubens*; *B. quadridentatus*).

При удалении от источника загрязнения при частичном разбавлении загрязненных вод наблюдалось увеличение численности зоопланктона (до 94.5 тыс. экз./м³). Продолжали преобладать коловратки при низких величинах биомассы и видового разнообразия, доминировании видов-индикаторов загрязнения – *B. angularis*; *B. calyciflorus*; *B. quadridentatus*.

На ряде участков р. Сестры качество воды, определенное по химическим, микробиологическим и гидробиологическим показателям различалось. Так, в 20 км от истока (ст. 4) наблюдалось присутствие легкоокисляемых органических веществ, о чем сви-

Таблица 36

**Количественные характеристики видового состава
бактерио- и зоопланктона р. Сестры**

Станция, №	Бактериопланктон		Зоопланктон				
	N, млн экз/мл	B, мг/м ³	Число видов	N, тыс. экз/м ³	B, г/м ³	H _N	H _B
Июнь							
1	5.1	134.23	19	107.8	2.55	2.72	2.62
2	2.9	139.54	6	34.6	1.26	1.75	0.44
3	4.1	592.31	8	1.68	0.06	2.49	2.26
4	2.5	504.35	8	210	93.3	2.74	1.14
5	4.7	552.48	4	1	0.005	1.71	1.69
6	33.5	16 401.5	1	0.05	0.00001	0.1	0.1
7	3.8	364.94	8	0.86	0.04	2.52	0.93
8	33.5	16 401.5	2	0.34	0.0003	0.98	0.54
9	5.3	513.56	8	25.3	0.06	1.63	2.02
10	4.4	396.21	11	14.8	0.15	2.68	2.48
11	12.3	985.15	17	94.5	8.09	2.83	1.86
12	3.8	504.59	6	37.2	0.07	0.89	0.96
13	5.1	442.66	7	1.22	0.003	1.37	1.45
14	6.4	307.75	18	17.7	0.47	2.96	2.34
15	4.7	344.71	6	0.42	0.004	2.07	2.35
16	5.2	172.28	15	66.9	0.21	2.14	2.86
Сентябрь							
1	3.1	344.36	12	32.06	0.23	2.76	2.14
2	3.2	516.6	11	2.28	0.016	1.47	2.09
3	4.4	1244.54	4	0.1	0.0002	1.92	1.64
4	4.7	951.11	13	316	9.59	2.45	2.28
5	6.2	565.12	7	0.56	0.001	1.78	1.86
6	61.3	37 043.3	3	5	0.001	1.5	1.44
7	4.0	1008.24	5	0.18	0.0007	2.06	1.5
8	12.2	4062.41	5	7.62	0.005	1.09	2.13
9	2.6	435.3	9	22.84	0.04	1.8	1.25
10	2.6	455.58	8	0.8	0.01	2.78	1.77
11	7.9	1018.5	15	238.24	0.46	2.23	2.14
12	3.7	819.12	11	1.44	0.003	2.77	2.61
13	6.8	1388.63	3	2.88	0.01	1.17	2.11
14	3.4	350.39	15	2.14	0.02	3.16	3.15
15	8.6	1066.91	15	4.68	0.02	2.89	2.78
16	8.1	2552.36	12	0.92	0.03	3.18	1.74

Таблица 37

**Коэффициенты корреляции между показателями видового состава планктона р. Сестры
и физико-химическими параметрами среды**

Показатель	Месяц	Скорость течения, м/с	O ₂ , мг/л	ХПК, мг/л	БПК ₅ , мгO ₂ /л	NH ₄ ⁺ , мг/л	PO ₄ ³⁻ , мг/л	ИЗВ
Число видов Copepoda	VI	-	-	-	-0.66	-0.64	-0.59	-0.67
Число видов Cladocera	IX	-	-	-	-	-	-	-
Общее число видов зоопланктона	IX	-0.55	-	-0.50	-0.66	-0.72	-0.70	-0.82
	VI	-	0.54	-	-0.55	-	-0.56	-0.53
Численность Rotatoria	IX	-	-	-	-	-0.60	-	-0.74
	VI	-	-	-	-	-	-	-
Численность Copepoda	IX	-	-0.64	-	0.71	0.73	0.73	0.80
	VI	-	-0.52	-	0.52	-	0.56	-
Численность Cladocera	IX	-0.58	0.57	-	-0.62	-0.62	-0.60	-0.68
	VI	-	0.50	-	-0.58	-	-0.58	-
Биомасса Rotatoria	IX	-	0.55	-	-0.64	-0.66	-0.68	-0.73
	VI	-	-	-	-	-	-	-
Биомасса Copepoda	IX	0.53	-0.54	-	0.85	0.82	0.89	0.78
	VI	-	-0.58	0.62	0.63	0.52	0.65	-
Биомасса Cladocera	IX	-	-	-	-0.55	-	-	-0.52
	VI	-0.56	0.51	-0.51	-0.57	-	-	-
H _N	IX	-	-	-	-0.78	-0.76	-0.84	-0.70
H _B	IX	-	0.59	-0.67	-	-	-0.51	-
	VI	-	-	-	-0.80	-0.84	-0.78	-0.88
Численность бактериопланктона	IX	-	0.52	-0.53	-0.58	-0.59	-	-
	VI	-	-	-	-	-0.60	-	-0.62
Биомасса бактериопланктона	IX	-	-0.62	0.73	0.75	0.76	0.55	0.60
	VI	-	-0.58	0.88	0.55	0.93	-	-
Примечание: "-" - отсутствие достоверных величин коэффициентов корреляции.	VI	-	-0.61	0.75	0.80	0.80	0.58	0.66

детельствует превышение БПК₅ в 2 раза по сравнению с ПДК для водоемов рыбохозяйственного значения.

Повышение трофности способствовало 100%-ному покрытию данного участка зарослями *Elodea canadensis*. По-видимому, именно заросли аккумулировали большую часть взвешенных ОБ, и уровень развития бактериопланктона соответствовал водам со слабой степенью органической нагрузки. Численность и биомасса зоопланктона за счет развития ветвистоусых ракообразных достигала рекордных величин – 210 тыс. экз./м³ и 93.3 г/м³ соответственно.

Наличие зарослей способствовало поддержанию достаточно высокого уровня ценотического разнообразия по численности – 2.74. Однако по биомассе его величина составляла лишь 1.14 за счет доминирования крупных рачков *Simoscephalus vetulus* и *Eurycercus lamellatus* – видов, характерных для зарослей высших водных растений. Очевидно в случае развития макрофитов при эвтрофировании не имеет смысла учитывать количество микроорганизмов, иллюстрацией чему служит ситуация на данном участке реки.

На предельно грязных участках – в 0.5 км (ст. 6) и 20 км (ст. 8) от сброса стоков очистных сооружений г. Клима – отмечалась явная стимуляция развития бактериопланктона, но зоопланктон находился в состоянии угнетения. И, напротив, на ст. 9 численность зоопланктона возрастала, а бактериопланктона уменьшалась. На ст. 11 (в устьевой области р. Яхромы) загрязнение по гидрохимическим параметрам не отмечалось, однако обилие микроорганизмов и зоопланктона повышалось, а индекс видового разнообразия уменьшался.

В целом характеристики видового состава бактерио- и зоопланктона на загрязненных участках реки были сходными с наблюдаемыми в загрязненных зонах водоемов (Гак, 1975; Копылов, Крылова, 1993; Андроникова, 1996). Однако необходимо отметить, что при исследовании состояния планктонных организмов малых рек наиболее остро стоит вопрос с интерпретацией данных по видовому составу, так как существует мнение, что основным фактором его формирования является скорость течения.

Полученные корреляционные зависимости между различными элементами видового состава планктона и физико-химическими параметрами воды показали, что планктон в речных системах развивается под влиянием многих факторов (табл. 37).

С помощью множественной пошаговой регрессии выявлено, что скорость течения лишь в осенний период и только в 18% случаев влияла на общую численность зоопланктона, в 29% случаев

Таблица 38

Значимые зависимости показателей видового состава планктона р. Сестры от физико-химических параметров воды

Характеристика	Месяц	Уравнение регрессии	R ²	p <
Биомасса Rotatoria	VI	$Y = -0.3 + 23.9 \times PO_4$	0.80	0.01
	IX	$Y = 25.0 + 1.8 \times БПК_5$	0.41	0.05
Cladocera	VI	$Y = 82.4 - 19.6 \times PO_4$	0.61	0.01
	IX	$Y = 45.0 - 1.2 \times БПК_5$	0.21	0.05
Copepoda	VI	$Y = 18.9 - 1.4 \times БПК_5$	0.22	0.05
	IX	$Y = 32.0 - 8.7 \times NH_4$	0.26	0.05
Численность Rotatoria	VI	$Y = 32.7 + 24.4 \times NH_4$	0.54	0.01
	IX	$Y = 54.5 + 14.3 \times NH_4$	0.31	0.05
Cladocera	VI	$Y = 37.6 - 16.5 \times NH_4$	0.34	0.05
Copepoda	VI	$Y = 34.9 - 2.5 \times БПК_5$	0.29	0.05
	IX	$Y = 8.2 + 4.1 \times O_2 - 68.5 \times \text{скорость течения}$	0.53	0.05
Число видов Cladocera	VI	$Y = 5.5 - 2.2 \times NH_4$	0.45	0.01
	IX	$Y = 4.0 - 0.1 \times БПК_5$	0.26	0.05
Общая численность зоопланктона	IX	$Y = 96.7 - 253.8 \times \text{скорость течения}$	0.18	0.05
H _N	VI	$Y = 2.5 - 0.6 \times NH_4$	0.71	0.01
	IX	$Y = 2.5 - 0.3 \times NH_4$	0.34	0.05

от нее зависела относительная доля веслоногих ракообразных (табл. 38).

Особое внимание было уделено двум показателям, по которым рекомендуется оценивать состояние зоопланктона в условиях антропогенного загрязнения – уровню развития коловраток и величине индекса Шеннона. С одной стороны, увеличение доли коловраток и уменьшение величин индекса видового разнообразия – реакция зоопланктона на увеличение степени органической и биогенной нагрузки, но, с другой, сходная реакция зоопланктона наблюдается при увеличении скорости течения.

Оба эти состояния зоопланктона обусловлены изменениями химических характеристик воды (табл. 38).

Так, увеличение доли Rotatoria в общей биомассе в летний период в 80% случаев было связано с повышением содержания в воде фосфатов, а осенью в 41% случаев зависело от количества легкоокисляемых органических веществ, регистрируемых по БПК₅.

Увеличение доли коловраток в общей численности находилось в прямой зависимости от содержания NH₄. Величина индекса Шеннона достоверно уменьшалась при увеличении содержания в воде аммония.

Следовательно, промышленно-бытовое загрязнение малых водотоков вызывает изменения их гидрохимического и гидробиологического режимов. Реакции зоопланктона малых водотоков на увеличение степени органической и биогенной нагрузки аналогичны, наблюдаемым в водоемах.

К показателям, отражающим изменения зоопланктона под влиянием эвтрофирования, относятся следующие: 1) возрастание доли коловраток в общей численности и биомассе; 2) уменьшение величины индекса Шеннона; 3) появление в составе зоопланктона видов-индикаторов загрязнения.

7.1.4. Стадии сезонной сукцессии зоопланктона при избыточном поступлении органических и биогенных веществ

Интенсивность воздействия стоков и реакция зоопланктона в разные сезоны вегетационного периода различны. Но важно не просто зафиксировать различия этих реакций, смену руководящих комплексов и видов, а понять процесс в целом. Перестройка зоопланктона – это реакция на изменение окружающей среды. В данном случае – приспособительное свойство сообществ и экосистемы в целом. По В.А. Абакумову (1987) изменения видового состава и трофической структуры носят название *экологических модификаций*. Они связаны с процессами метаболизма биоценоза: утилизацией энергии и вещества, извлечением энергии и превращением экзогенных веществ в биомассу биоценоза. В условиях загрязнения окружающей среды может происходить как увеличение интенсивности метаболизма биоценоза (метаболический прогресс), так и уменьшение его интенсивности (метаболический регресс).

Всякий возмущающий фактор приводит к экологической модуляции, проявляющейся в изменении видового состава при сохранении уровня организации экосистемы. Она находится, по-видимому, еще в пределах *нормального* функционирования. Затем следует экологический прогресс, сопровождающийся увеличением разнообразия, усложнением межвидовых отношений и т.п. Эта стадия характерна именно для воздействий загрязнений. Происходящий процесс уже можно трактовать как легкую форму патологии, так как он представляет собой своего рода “наркоманию”. Биоценоз “привыкает” к загрязняющему веществу как к наркотику и в его отсутствии начинает неизбежно деградировать. Разумеется, со временем деградация происходит и в его присутствии, поэтому следующий этап – этап экологического регресса (Михайловский и др., 1991).

Антропогенное обогащение водных экосистем органическими и биогенными веществами представляет собой важную предпосылку метаболического прогресса биоценозов (Абакумов, 1991). Имеются даже факты, указывающие на то, что способность питаться и эффективность питания гидробионтов увеличиваются при низких концентрациях некоторых веществ, считающихся ядами (Дудоров, 1979).

На основе проведенного анализа видового состава и трофической структуры животного планктона рек Латки и Ягорбы, а также отдельных сборов на малых водотоках, протекающих в черте городов Рыбинска, Ярославля, Иваново, Костромы, Твери и в Московской области, выделены три циклически (ежегодно) повторяющихся стадии состояния зоопланктона, как реакции на избыточное поступление органических и биогенных веществ (табл. 39).

Начальная стадия – стадия стимуляции, идет в два этапа. На первом этапе (характерном для начала вегетационного периода) на загрязняемых участках по сравнению с фоновыми регистрируется увеличение числа видов (в среднем в 1.2 раза), численности (в 3–6 раз) и биомассы (в 3.6–90 раз), преобладание первичных фильтраторов и (или) вертикаторов, добывающих пищу в толще воды. На втором этапе (в конце весеннего сезона) по сравнению с фоновыми участками уменьшается (в 2–3 раза) видовое разнообразие, но численность (в 2–4 раза) и биомасса (в 1.5–140 раз) превышают фоновые показатели. На промежуточной стадии (в первой половине – середине лета) видовое разнообразие ниже, а за счет развития видов-индикаторов сильной степени органической нагрузки, численность (в 4–5 раз) и биомасса (в 1.8–5 раз) выше, чем на фоновых участках. В трофической структуре ведущее положение занимают вторичные фильтраторы и вертикаторы, добывающие пищу с субстрата.

На стадии угнетения (с середины лета до конца вегетационного периода) все показатели видового состава зоопланктона ниже фоновых: число видов в среднем в 2–6 раз, численность в 1.3–13.3 раз, биомасса в 1.2–9 раз. В трофической структуре доминируют собиратели фито-, детрито- и эврифаги, вторичные фильтраторы и хищники, добывающие пищу с субстрата и в толще воды, а также вертикаторы, способные к прикрепленно-плавающему образу жизни.

На очень малых водотоках смена стадий зависит от проточности в большей степени, чем на средне-малых и малых реках, отличающихся более стабильными условиями.

Нестабильность гидрологических условий среды позволяет планктону загрязненных участков возвращение на более ранние

Таблица 39

Основные стадии и этапы сезонной сукцессии зоопланктона малых рек
при избыточном поступлении органических и биогенных веществ

Стадия		Число видов*	Чис- лен- ность*	Био- масса*	Индекс Шен- нона	$\frac{N_{Cladocera}}{N_{Cyclopoida}}$	Доминирующие таксономические группы	
							по чис- лен- ности	по био- массе
Сти- муля- ции	Этап 1	+	+	+	+	+	Cope- poda	Cope- poda
	Этап 2	-	+	+	-	+	Rotato- ria	Cope- poda, Rotato- ria
Про- межу- точная		-	+	+	-	-	Rotato- ria	Clado- cera, Rotato- ria
Угне- тения		-	-	-	-	-	Rotato- ria, Co- pepoda	Rotato- ria, Co- pepoda
Вто- рич- ная		-	+	-	-	-	Rotato- ria, Co- pepoda	Rotato- ria, Co- pepoda

* Изменения относительно фоновых участков рек: "+" – увеличение показателя; "-" – уменьшение показателя.

Доминирующие рода	Доминирующие экологические группы	Примечания
<i>Kellicottia, Notholca, Euchlanis, Acanthocyclops, Chydorus</i>	Плывание/вертикация; плавание + ползание/вертикация; плавание/активный захват; ползание + плавание/вторичная фильтрация	Характерен для начала мая
<i>Brachionus, Trichotria, Chydorus, Euchlanis</i>	Плавание + ползание/вертикация; ползание + плавание/вторичная фильтрация; плавание/вертикация, первичная фильтрация; плавание/фильтрация + захват, всасывание	На средне-малых и малых реках характерен для конца весны
<i>Chydorus, Pleuroxus, Trichocerca, Synchaeta, Brachionus, Eucyclops</i>	Ползание + плавание/вторичная фильтрация; плавание/фильтрация + захват, всасывание; плавание + ползание/вертикация; ползание + плавание/собиратели фито-, детрито- и эврифаги	Для очень малых рек характерна в первой половине лета, для средне-малых и малых – во второй половине лета
<i>Eucyclops, Brachionus, Cyclops, Rotaria, Chydorus</i>	Ползание + плавание/собиратели фито-, детрито- и эврифаги; плавание + ползание/вертикация; плавание/активный захват; прикрепление к субстрату + плавание/вертикация; ползание + плавание/вторичная фильтрация	На очень малых реках характерна для второй половины лета и осени, на средне-малых и малых – для осени
<i>Rotaria, Eucyclops</i>	Прикрепление к субстрату + плавание/вертикация; ползание + плавание/собиратели фито-, детрито- и эврифаги	Наиболее характерна для очень малых рек после дождевых паводков

стадии в процессе гидрологического самоочищения. Однако малая инерционность гидрологического режима очень малых водотоков нередко создает условия для вторичного загрязнения, если грунты загрязнены и легко взмучиваются при малых глубинах. Здесь в массе развиваются коловратки – α -мезо- и полисапробы, относящиеся к группе организмов, ведущих прикрепленный образ жизни и способных к плаванию. За счет этого численность может превышать контрольные значения (до 10 раз), но биомасса всегда остается ниже (в среднем в 2–5 раз). В целом реакции зоопланктона водотоков на увеличение степени органической и биогенной нагрузок аналогичны наблюдаемым в водоемах (Андроникова, 1996). Возрастает обилие коловраток в общей численности и биомассе зоопланктона, уменьшаются величины индекса Шеннона, в составе населения животного планктона доминируют виды-индикаторы высокой степени органической нагрузки. Выявлены следующие особенности сезонной сукцессии зоопланктона на участках с избыточным содержанием органических и биогенных веществ, по сравнению с сукцессией фоновых участков рек: максимальная выравненность и видовое разнообразие зоопланктона наблюдается весной; в трофической структуре в весенний сезон доминируют группы, характерные для зоопланктона фоновых участков летом; в летний сезон преобладают группы, характерные для зоопланктона фоновых участков осенью; в осенний сезон первенствуют группы, не развивающиеся на фоновых участках.

7.1.5. Зоопланктон устьевых областей малых рек в условиях антропогенного загрязнения

Большинство площадей водосборов малых рек находится на освоенных хозяйственной деятельностью человека территориях, что приводит к низкому качеству их вод (Цимдинь, 1989 а; Крылов, 1992, 1993, 1996 б, и др.). В результате устьевые области малых водотоков испытывают довольно мощную антропогенную нагрузку. С одной стороны, именно здесь аккумулируются органические и биогенные вещества со всей площади водосбора, с другой – именно в устьях притоков сосредоточены крупные села и промышленные центры. Достаточно вспомнить реки Ягорбу в районе г. Череповца, Черемуху в районе г. Рыбинска, Которосль в районе г. Ярославль.

Выше было показано (раздел 6.1.6), что особенности видового состава и трофической структуры зоопланктона в зонах контакта речных и водохранилищных вод в устьевых областях

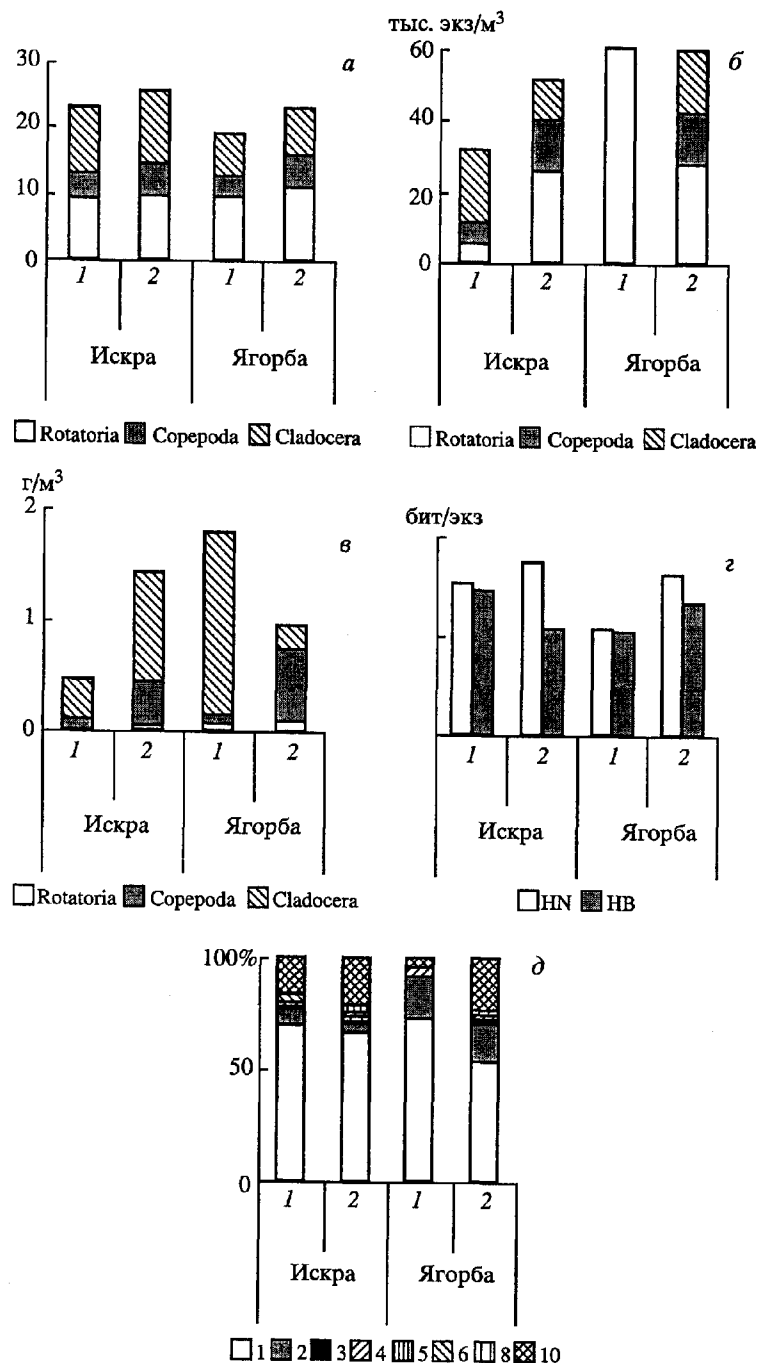
малых рек представляют собой экотоны. Напомним, что экотоны – многофункциональные образования и основные характеристики заключаются в буферной роли и интенсивности внутриводоемных процессов, следствием которых является повышенная самоочистительная способность (Харченко, 1991а). Экотоны в значительной мере субсидируются энергией за счет внешних поступлений, которые несут воды рек. В этом случае буферные свойства экотонов тесно смыкаются с проблемами сохранения качества вод водоемов-приемников. Для доказательства буферных свойств экотонов малых рек в устьевых областях в 1990–1993 гг. собирали материал на реках Ягорба, Кошта (г. Череповец, Вологодская обл.) и Искра (Брейтовский р-н, Ярославская обл.). Река Искра протекает по территории Дарвинского государственного природного заповедника, где воздействие хозяйственной деятельности человека сведено к минимуму. Устьевая область р. Ягорбы, напротив, испытывает сильный антропогенный пресс, принимая стоки фанеромебельного комбината, металлургического комбината, спичечной фабрики и мясокомбината. В устье р. Кошты производится сброс сточных вод ПО “Аммофос”. Отбор проб производили на двух станциях: 1) верхняя граница зоны смешения речных и водохранилищных вод, 2) нижняя граница зоны смешения речных и водохранилищных вод.

В период гидрологической весны распределение зоопланктона р. Искры на исследованных участках полностью соответствовало картине, наблюдаемой на других реках: зоопланктон, отличающийся высоким количественным обилием, встречался в устье (рис. 21, а–в).

Иное распределение отмечено в р. Ягорбе, где количественное обилие зоопланктона в устьевой части было меньшим, по сравнению с верхней границей зоны смешения двух типов вод. Показатели видового разнообразия были высокими (рис. 21, г).

Нарушение распределения зоопланктона в зоне подпора р. Ягорбы весной определялось мощным загрязнением устья токсичными веществами – битумоидами и нефтепродуктами (Ершов, 1990).

Степень загрязнения зоны контакта р. Ягорбы была значительно меньше в верхней ее части, так как она расположена выше всех предприятий Череповецкого промышленного узла. Однако расположенные выше по течению предприятия сельского хозяйства (птицефабрика и свинокомплекс) способствовали избыточному поступлению органических и биогенных веществ. Это приводило к доминированию видов, характерных для эвт-



рофных вод: *Bosmina longirostris*, коловраток родов *Keratella*, *Synchaeta*, *Brachionus*. В р. Искре преобладали *Kellicottia longispina*, *Conochilus unicornis*, *Bosmina longispina*, *B. coregoni*.

В летний сезон зоопланктон верхних границ зон контакта вод реки с водами водохранилища на обоих реках имел более высокие показатели количественного обилия, чем устья (рис. 22, а-г). Однако более загрязненные воды р. Ягорбы способствовали массовому развитию коловраток родов *Pompholyx*, *Brachionus*, *Keratella*.

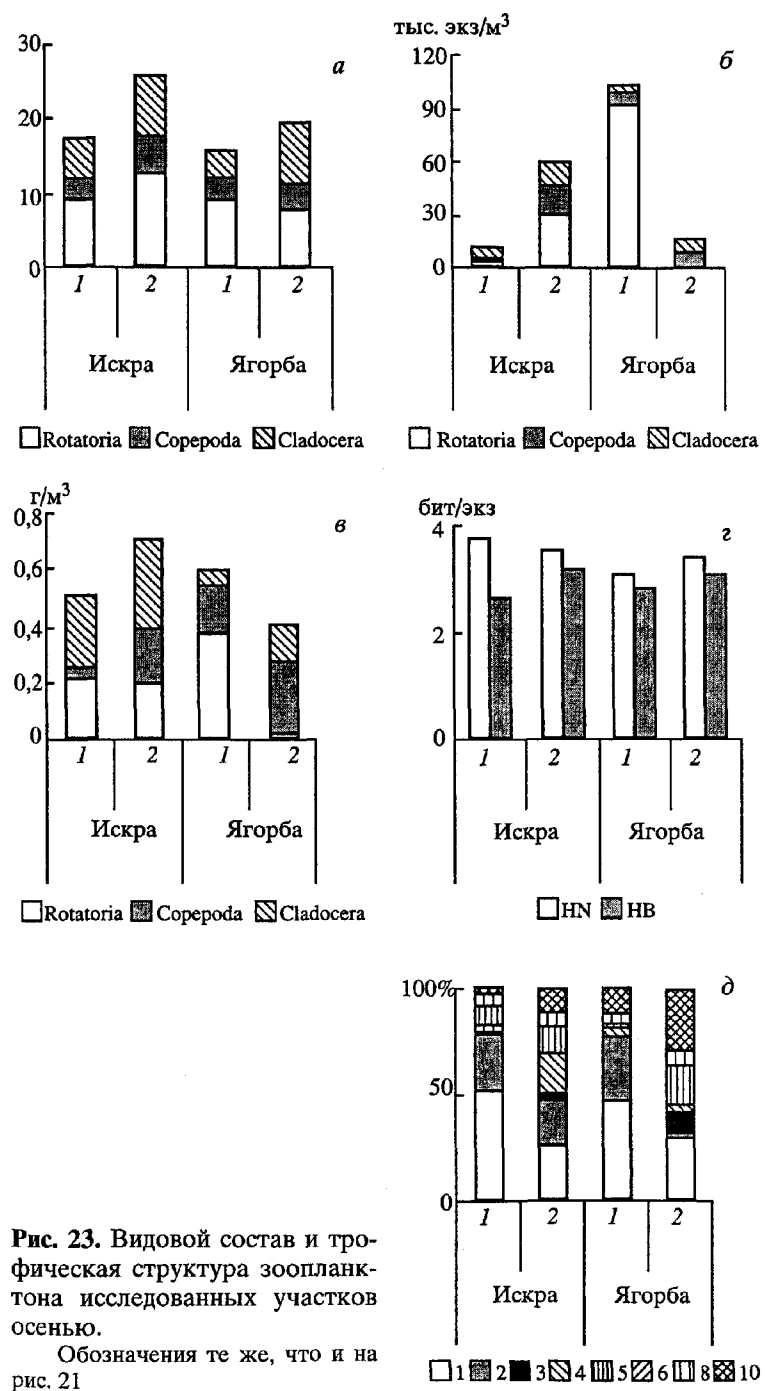
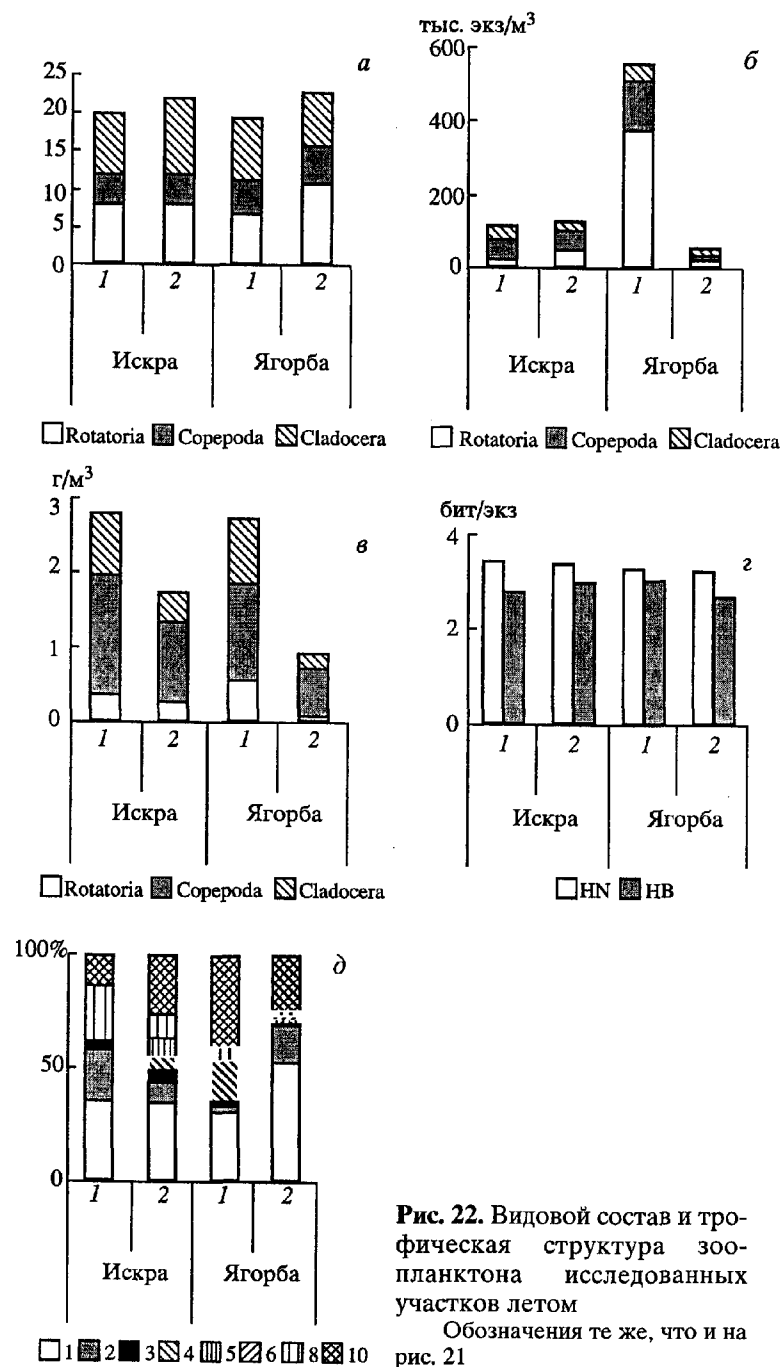
В трофической структуре зоопланктона верхней границы зоны смешения вод р. Искры и водохранилища отмечены планктонные первичные фильтраторы и ползающе-плавающие хищники, а р. Ягорбы – плавающие первичные фильтраторы, смешанная группа ювенильных стадий Cyclopoida и плавающе-ползающих вертикаторов (см. рис. 22, д). В зоопланктоне устья р. Искры преобладали первичные фильтраторы, добывающие пищу в толще воды, науплиусы и копепоиды веслоногих, а в устье р. Ягорбы – плавающие первичные фильтраторы, плавающие организмы/фильтрация + захват, всасывание, и ювенильные стадии циклопов.

В осенний сезон на р. Искре наиболее богатый комплекс организмов был в устье, что характерно для большинства рек (рис. 23, а-г). Среди доминирующих видов отмечены *Euchlanis dilatata*, *Asplanchna herricki*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*.

В р. Ягорбе количественно преобладал зоопланктон верхней границы зоны контакта за счет доминирования *Keratella quadrata*, *K. cochlearis*, *Brachionus calyciflorus*, *Synchaeta pectinata*, *Bosmina longirostris*. В трофической структуре зоопланктона верхних границ контакта обоих водотоков преобладали организмы плавание/первичные фильтраторы и вертикаторы, плавание/фильтрация + захват и фильтрация + всасывание (см. рис. 23, д).

Рис. 21. Видовой состав и трофическая структура зоопланктона исследованных участков весной

1 – верхняя граница зоны контакта речных и водохранилищных вод; 2 – устье; а – число видов; б – численность; в – биомасса; г – индексы Шеннона; д – относительное обилие экологических групп, от общей численности: 1 – плавание/вертикация, первичная фильтрация; 2 – плавание/фильтрация + захват, фильтрация + всасывание; 3 – плавание/активный захват; 4 – плавание + ползание/вертикация; 5 – ползание + плавание/вторичная фильтрация; 6 – ползание + плавание/собиратели фито-, детрито- и эврифаги; 8 – плавание + прикрепление к субстрату/первичная фильтрация; 10 – смешанная группа ювенильных стадий Cyclopoida



В устьях трофическая структура имела отличия: в р. Искре первенствовали планктонные первичные фильтраторы, плавающие-ползающие вертикаторы; в р. Ягорбе зоопланктон был представлен плавающими первичными фильтраторами, ползающе-плавающими вторичными фильтраторами, а также науплиальными и копеподитными стадиями циклопов.

Следовательно, в условиях комплексного антропогенного загрязнения зоны контакта речных и водохранилищных вод в течение вегетационного периода происходит изменение локализации области максимального проявления краевого эффекта: весной и осенью он проявляется на верхних границах зоны контакта, в то время как на других – контрольных реках – в устье.

Чтобы объяснить данное явление проанализированы данные по зоопланктону зоны контакта вод р. Кошты, принимающей стоки ПО “Аммофос”. Здесь в течение вегетационного периода не наблюдалось изменений в расположении зон максимального проявления краевого эффекта. По всей зоне контакта отмечались высокие численности и биомассы зоопланктона на протяжении вегетационного периода (до 4.5 млн экз./м³, и 63.9 г/м³ за счет доминирования *Bosmina longirostris*, *Keratella quadrata*). В трофической структуре постоянно преобладали первичные фильтраторы и вертикаторы, добывающие пищу в толще воды.

Исключение составлял лишь 1987 г. – неблагоприятный по метеоусловиям и наличию токсичных веществ в воде после аварийного выброса в реку 1 тыс. м³ концентрированной серной кислоты (Флеров, 1990). Численность зоопланктона в устье в тот период не превышала 18.1 тыс. экз./м³, а биомасса – 0.02 г/м³ (Ривьер, 1990). Учитывая это, можно предположить, что постоянное наличие токсичных веществ в устье р. Ягорбы оказывают решающее воздействие на зоопланктон и проявление краевого эффекта.

Таким образом, полученные данные по сезонной сукцессии зоопланктона устьевых участков малых рек – притоков водохранилища в условиях различной степени антропогенной нагрузки, подтверждают значительные буферные свойства экотона в зонах контакта речных и водохранилищных вод. Высокая плотность зоопланктона способствует повышению самоочищения, одновременно препятствуя проникновению более загрязненных органическими и биогенными веществами вод малых рек в водохранилище. Однако в случае загрязнения зоны контакта речных и водохранилищных вод токсичными веществами наблюдается угнетение зоопланктона и снижение буферных свойств экотона.

7.2. ЗООПЛАНКТОН МАЛЫХ РЕК В УСЛОВИЯХ ЗООГЕННОЙ ТРАНСФОРМАЦИИ

7.2.1. Обзор основных изменений прибрежно-водных систем в условиях влияния жизнедеятельности животных и, в частности, бобров

В геоботанике в отдельную категорию выделены зоохоры – растения, диаспоры которых распространяются животными, т.е. специфичную категорию представляют зоогенные факторы. Животные – неотъемлемые элементы экосистем, но сила и масштабы влияния некоторых из них столь велики и они настолько глубоко изменяют направление и скорость процессов, что вслед за геоботаниками, их можно выделить в отдельный тип факторов. Точно так же это было сделано при выделении антропогенных факторов. Например, процесс эвтрофирования водоемов – это естественный природный процесс, однако хозяйственная деятельность человека столь масштабна и настолько его ускоряет, что выделена в отдельную категорию – антропогенное эвтрофирование.

Анализ имеющейся информации свидетельствует, что масштабы и характер поступления органических и биогенных веществ в водные объекты определяются комплексным воздействием естественных процессов и хозяйственной деятельности человека (Сиренко, 1981). Хотя разграничение этих факторов при глобальном антропогенном воздействии весьма проблематично, вопрос об отличии и сходстве реакций экосистем при естественном и антропогенном эвтрофировании весьма важен (Чуйков, 1975 б). Специалистами отмечено, что ни один из показателей не позволяет уверенно отличать антропогенное эвтрофирование от естественного (Россолимо, 1975).

Естественное эвтрофирование вызывается как абиотическими, так и биотическими факторами. На малых реках среди биотических факторов большое значение имеет жизнедеятельность ключевых видов позвоночных животных, связанных с водной средой обитания. Однако работ, посвященных оценке их роли в изменении биологических процессов в водных объектах, мало (Winfield, 1991).

Ю.С. Чуйков (1982) в дельте Волги изучал роль колониально гнездящихся птиц (веслоногих и голенастых) в повышении содержания биогенных и органических веществ, трансформации групп

планктонных беспозвоночных. В ходе данных исследований сделаны следующие основные выводы:

1. Степень влияния колониальных поселений птиц на гидрохимический режим водоемов определяется морфометрией последних. В небольших водоемах заметно четкое влияние жизнедеятельности птиц на кислородный режим и содержание в воде минеральных соединений фосфора. В более крупных и хорошо проточных системах влияния не отмечено.

2. Для небольших водоемов характерны наибольшие биомассы организмов зоопланктона.

3. Зоопланктон водоемов, находящихся под влиянием жизнедеятельности птиц, получает большее количество пищи, чем в водоемах вне колонии. Кроме этого, усложняется трофическая структура зоопланктона за счет увеличения роли собирателей.

Для огромного числа речных биоценозов серьезным средообразующим фактором стала жизнедеятельность речного бобра (*Castor fiber*). Согласно данным В.Г. Сафонова и А.П. Савельева (2001) в настоящее время бобры обитают в 63 из 87 регионов России (в 45 областях, 12 республиках, 4 краях и 2 автономных округах).

Этот вид, единственный из известных млекопитающих, целенаправленно производит преобразование местообитаний, создавая своеобразную среду. Поведению речного бобра и, в частности, его строительной деятельности посвящено немало зоологических работ (Барабаш-Никифоров, 1950; Дежкин и др., 1986; Фадеев, 1976; Балодис, 1990; Завьялов, 1998, 1999, и др.).

Жизнедеятельность бобров – мощный фактор, способствующий изменению абиотических и биотических параметров водных и прибрежно-водных биоценозов. Внешний облик биоценозов, преобразованных бобрами, имеет столь специфический характер, что получил специальное название *бобровый ландшафт*. Для него характерно: устройство плотин и образование прудов до 20–30 га; изменение гидрологического режима водотоков; создание благоприятных условий для гнездования водоплавающих птиц и полуводных зверей (выдра, ондатра, водяная полевка); создание дополнительных кормовых ресурсов для лосей, оленей, зайцев.

Существенное изменение гидрологического режима бобрами производится исключительно на малых реках и ручьях (Дьяков, 1975; Соловьев, 1991). Здесь бобры строят плотины для затопления кормов на зиму, для облегчения транспортировки корма и обеспечения безопасности от хищников. В бобровом поселении обычно несколько плотин. В Дарвинском государственном запо-

веднике их количество варьирует от 1 до 30 (в среднем 3.7 на одно поселение) (Завьялов, 1999). Средняя длина плотин – 19 м (максимальная до 220 м).

И.Д. Ходкинсон (Hodkinson, 1975) дал определение бобровому пруду как открытой гетеротрофной системе, в которой преобладают процессы накопления энергии. В годовом энергетическом бюджете такой системы аллохтонное поступление энергии преобладает над автохтонным. Из всей поступившей энергии 18% было экспортировано, 26% потрачено на дыхание, а 56% аккумуляровано в седиментах.

Как известно, бобры не используют значительное количество сгрызенной и складываемой ими древесно-кустарниковой растительности, которая, перегнивая, обогащает воду органическими и минеральными веществами. Исследования Наймана с соавторами (Naiman et al., 1986) показали, что бобр непосредственно грызущей деятельностью способствует поступлению в воду 56 % затопленной древесины ивы (диаметр 1–10 см), 52% осины, 17% березы, 13% ольхи и менее 1% хвойных. Кроме того, из-за изменения гидрологических условий до 50–60% древесины выламывается ветром и попадает в воду. Эрозионный выход органического материала (углерода) максимален в воде, вытекающей из бобровых прудов. Пруд содержит значительно больше углерода на единицу площади, чем русловые участки. Он получал только 42% аллохтонной органики, поступающей в русловой участок на единицу площади. Но поскольку пруд имел площадь в семь раз больше, чем русловой участок, то на единицу длины потока он получал аллохтонной органики втрое больше. Первичная продукция пруда на единицу площади значительно меньше таковой для русла. Общее аэробное дыхание пруда вдвое больше на единицу площади, а на единицу длины потока в 15.8 раз больше русла. Время оборота молекулы углерода для пруда составило 161 год, для руслового участка – 24 года. Индекс речного метаболизма показал, что пруд накапливает и (или) обрабатывает органических поступлений больше, чем транспортирует вниз по течению. Соответственно длина оборота углерода (расстояние перемещения атома углерода в речном потоке в сохраненной или редуцированной форме) для пруда составила 1.2 км, а для руслового участка 8.0 км. Следовательно, бобровый пруд действовал более эффективно.

Дефекация у бобров происходит только в воде, что также способствует поступлению растворимых веществ в водоток. Влияние продуктов метаболизма, изменение гидрологического режима, осажение в прудах большого количества детрита, посто-

янная “чистка” бобрами донных отложений имеют важное регуляторное значение в формировании биоценозов малых рек (Легайда, Рогозянская, 1981; Цимдинь, Лиена, 1989).

Как известно, даже просто уменьшение проточности в межженный период способствует эвтрофированию водотоков (Богатов, 1994). Максимально возможное снижение проточности, дополнительное поступление и седиментация органических веществ и биогенных элементов на участках малых рек, преобразованных бобрами, дает нам право рассматривать жизнедеятельность *Castor fiber* как мощный фактор эвтрофирования.

Основным признаком эвтрофирования выступает количественное увеличение звена первичных продуцентов. А.В. Гончаров (1994) отмечал, что для бобровых прудов характерна большая биомасса фитопланктона и ее вариабельность в сравнении с незарегулированными водотоками. Увеличение роли автотрофов может идти и макрофитным путем, что также наблюдается на бобровых прудах. По данным Н.А. Завьялова и А.А. Боброва (1999) после образования пруда и зоны подтопления луговая растительность поймы сменяется болотной и водно-болотной. Последующая смена мезотрофных условий на эвтрофные приводит к формированию сообществ, характерных для обогащенных местообитаний.

Однако процессы трансформации речных экосистем лучше изучать на примере водных беспозвоночных, так как основной процесс продуцирования в них идет по гетеротрофному пути (Маргалеф, 1992). Точно так же, как это характерно для водохранилищ, где изменение массы зоопланктона и бентоса может быть следствием поступления большого количества детрита, непосредственно потребляемого беспозвоночными, а не развития первичных продуцентов (Мордухай-Болтовской, Ривьер, 1977).

Повышение содержания органических веществ и биогенных элементов, нейтрализующих химические продукты метаболизма бобров, обладающих кислыми и щелочными свойствами, специфические изменения рН воды (Легайда, Сергиенко, 1981) создают особо благоприятные условия для развития планктонных организмов в районах бобровых поселений. Это не раз отмечалось в литературе (Легайда, Рогозянская, 1981; Легайда и др., 1987). Так, по материалам, собранным в мелководной зоне Киевского водохранилища, в местах активно посещаемых бобрами, биомасса зоопланктона была выше в 1.6–344.7 (в среднем 44.9) раза, чем на контрольных участках. На малопроточных реках кратность увеличения общей биомассы зоопланктона в местах обитания бобров по сравнению с контрольными участками составляла

2.7–1247.0 (в среднем 209.6) раза. Было отмечено увеличение числа видов зоопланктеров (на 2–12), выявлены 16 видов положительно реагирующих на деятельность бобров в водотоке; 6 видов – *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Polyphemus pediculus*, *Sida crystallina*, *Simocephalus vetulus*, *Mesocyclops leuckarti* – олигосапробные формы. Это свидетельствует о том, что органические вещества, поступающие в водоем в местах жизнедеятельности бобров, хорошо утилизируются и не вызывают загрязнения водоема (Легайда, Рогозянская, 1981).

При изучении зоопланктона ручья А.С. Никаноров с соавторами (1987) оценили достоверность влияния сезонности, режима водотока и их взаимодействия в ходе двухфакторного дисперсионного анализа. Ручей был заселен бобрами, которые построили плотину. Видовое разнообразие организмов летом было выше в бобровом пруду и ниже плотины, а весной и в осенне-зимний период отличия были несущественными. После строительства запруды наблюдалось повышение биомассы зоопланктона. Наименьшая биомасса в весенне-летний период была отмечена выше бобрового пруда, наибольшая – в бобровом пруду, промежуточная по величине – ниже плотины. Осенью и зимой различия между зонами случайны. По мнению этих исследователей, бобровый пруд представляет собой природный инкубатор, где идет интенсивный процесс размножения веслоногих рачков, обеспечивая высокие величины численности и биомассы зоопланктона.

Сооружение бобровых плотин оказывает влияние на структуру и функции беспозвоночных бентоса: лотические формы сменяются лентическими, увеличивается роль собирателей и хищников, но таковая снижается у соскребателей и размельчителей (McDowell, Naiman, 1986). Общая плотность и суммарная биомасса беспозвоночных в 2–5 раз больше на запруженных участках весной и летом, но осенью различия недостоверны. Наоборот, видовое разнообразие значительно выше на неизмененных бобрами участках. В модифицированных бобрами местообитаниях видовой состав и трофическая структура донного населения значительно отличаются от предсказанных концепцией речного континуума и функционально соответствуют системам более высокого уровня организации. Была выдвинута гипотеза, согласно которой бобровые запруды способствуют ослаблению влияния нарушений (засухи и паводки) на структуру макрозообентоса. Основное положение этой гипотезы – конкурентное вытеснение ведет к снижению разнообразия при низком уровне нарушений, и не изменяемые бобрами участки могут быть более нарушенными, чем запруженные.

В ходе сукцессионных изменений после вселения бобров разнообразие, биомасса и численность рыб в начале сильно падают, а затем постепенно возрастают (Дгебуадзе, 2000; Дгебуадзе и др., 2000, 2001). Но в целом в бобровых прудах, где наблюдается их активная деятельность, видовое разнообразие рыб меньше, чем в реках, не заселенных бобрами. При снижении активной жизнедеятельности бобров на покинутых ими прудах состав рыбного населения восстанавливается, но не в полной мере и в ином качестве, свойственном скорее лесному озеру.

Изучение кислых рек показало, что эффект влияния бобровых плотин может простирается вниз по течению на значительные расстояния (Smith et al., 1991). Станции отбора проб в этом исследовании располагались выше бобрового пруда, непосредственно и в 250 м ниже плотины. Структура и функции беспозвоночных бентоса были изменены бобровой плотиной. На второй станции по сравнению с третьей было значительно меньшим обилие видов и разнообразие беспозвоночных Plecoptera, Trichoptera, мало фильтраторов, но значительно больше Diptera, Ephemeroptera, хищников и собирателей. Снижение численности фильтраторов происходило из-за большого количества железа в осадках и в воде, что приводило к засорению фильтрующего аппарата беспозвоночных. Кроме того, авторы не исключали и прямого токсического воздействия металла на беспозвоночных. Увеличение разнообразия видов, численности и биомассы бентоса на станциях ниже бобрового пруда по сравнению с первой станцией они объясняли, прежде всего, изменением кислотности воды реки, а также увеличением содержания железа в воде и седиментах. Результаты этого исследования показывают, что не прямые, опосредованные эффекты влияния бобра на среду достаточно велики и мало изучены. Одним из главных выводов этой работы является гипотеза о повышении устойчивости речных экосистем, заселенных бобрами, к разного рода нарушениям. Способствовать такой устойчивости должно накопление большого количества стабильных биомасс и питательных веществ с низким периодом оборота, играющих роль буфера системы от пертурбаций.

Но даже столь подробные исследования, проведенные на Североамериканском континенте, не позволяют экстраполировать полученные данные на другие регионы, поскольку сами авторы отмечают, что эффекты в условиях различных биомов, морфологии рек, стока, возраста плотин и других факторов будут отличаться.

Таким образом, анализ литературных данных свидетельствует о том, что деятельность бобра на малых водотоках – важ-

ный средообразующий фактор, вызывающий кардинальные изменения биологической организации водотоков, что регистрируется по изменениям видового состава и трофической структуры сообществ водных организмов. Однако закономерности реакции зоопланктона малых рек на жизнедеятельность европейского речного бобра на территории России до сих пор освещены недостаточно. Исследования проходили в основном на феноменологическом уровне, хотя в настоящий момент деятельность бобров становится едва ли не ведущим фактором преобразования экосистем малых рек. Именно этот вопрос и будет освещен в следующем разделе.

7.2.2. Изменение видового состава и трофической структуры зоопланктона и режимов проточных участков малых рек в ходе заселения водотока бобрами

Изменения видового состава и трофической структуры животного планктона реки на начальных этапах освоения (1991 г.) и через 4 года (1995 г.) изучали на р. Искре (Ярославская обл., Брейтовский р-н; Вологодская обл., Череповецкий р-н). Вытекает река из оз. Искрецкого, благодаря чему она относительно многоводна. Крутой уклон русла создает множество быстротекущих участков.

В 1991 г. все бобровые пруды относились к категории проточных – вода постоянно перетекала через гребень и сбоку плотины. Как правило, строительная деятельность бобров активизируется в конце лета – начале осени. Так, плотины в первый год наблюдений были восстановлены и построены к началу осеннего гидрологического периода. К осени 1991 г. на р. Искре обитали три бобровых семьи и одиночка в верхнем течении. Большую часть года река была хорошо проточной системой. Станции отбора проб располагались в следующем порядке: ст. 1 – в оз. Искрецком; ст. 2 – в 40 м от истока реки; станции 3, 4 и 5 через 1.5 км от ст. 2 и друг от друга; ст. 6 – в 5.5 км; станции 7 и 8 в 6.0 и 6.2 км от истока соответственно; станции 9 и 10 – в 7 км от истока. Всего было возведено пять плотин, но реально на гидрологический режим реки влияли только две: плотина между станциями 6 и 7, где образовался пруд площадью 2.2 га (рис. 24, б) и плотина между станциями 9 и 10, где пруд имел площадь 2.5 га (рис. 24, з). По скорости течения станции 2 и 5 относились к медленнотекущим участкам, а станции 3 и 4 – к быстротекущим.

Основные характеристики видового состава зоопланктона
исследованного участка р. Искры в 1991 и 1995 гг.

Параметр	Год	Станция						
		1	2	2a	3	4	5	
Количество видов	1991	11	12	—	10	9	6	
	1995	8	7	8	8	2	3	
Численность, экз/м ³	1991	65 625	37 500	—	17 675	3925	1225	
		5.29	1.57		0.27	0.04	0.012	
Биомасса, г/м ³	1991	71 520	16 520	1890	5040	160	320	
		0.83	0.16	0.41	0.08	0.002	0.004	
Видовое разнообразие	$\frac{H_N}{H_B}$	1991	1.89	2.35	—	1.29	0.79	1.07
			1.20	1.88		2.20	0.42	1.13
	$\frac{H_N}{H_B}$	1995	0.74	0.8	1.92	2.49	0.81	1.29
			1.45	1.11	1.81	2.74	0.31	1.27

Параметр	Год	Станция				
		6	7	8	9	10
Количество видов	1991	10	7	7	11	1
	1995	14	—	—	12	—
Численность, экз/м ³	1991	1850	475	850	700	25
		0.024	0.011	0.005	0.008	0.0002
Биомасса, г/м ³	1991	2240	—	6240	—	—
		0.22		0.11		
Видовое разнообразие	$\frac{H_N}{H_B}$		2.23	1.84	2.59	0.00
			2.05	2.20	2.40	0.00
	$\frac{H_N}{H_B}$	1995	3.54	—	2.53	—
			1.82		2.83	

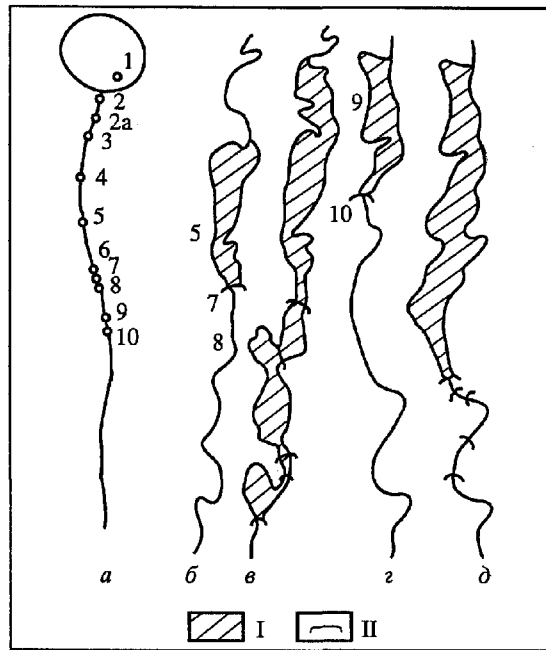


Рис. 24. Участки отбора проб зоопланктона на р. Искре

а — схема расположения станций отбора проб, б — участок станций 6–8 в 1991 г., в — то же в 1995 г., г — участок станций 9–10 в 1991 г., д — то же в 1995 г. I — пруды. II — плотины

Численность и биомасса зоопланктона снижались от истока до ст. 5, уменьшалось обилие ракообразных, и возрастала доля коловраток, что определялось трансформацией в условиях проточности богато развитого планктона эвтрофного оз. Искрецкого (табл. 40).

Такой процесс в целом характерен для трансформации озерного планктона в речных условиях (Телеш, 1986). В бобровом пруду на ст. 6 по сравнению с зоопланктоном участка, расположенного выше, численность увеличивалась в 3.9 раза, биомасса — в 4.3 раза, количество видов — на 4. Ниже плотины на станциях 7 и 8 число видов, численность и биомасса снижались. В бобровом пруду на ст. 9 количество видов увеличивалось на 4, биомасса возрастала в 1.4 раза.

Наибольшая степень угнетения планктона выявлена при прохождении новой плотины на ст. 10, где вода не промыла нового русла и стекала сквозь сито травы на пойме. При этом отмечался лишь 1 вид из 11, обнаруженных на предыдущей станции, численность сокращалась в 28 раз, биомасса — в 35.1.

В процессе трансформации зоопланктона в речных условиях и в бобровых прудах происходили изменения и в трофической структуре. В озере доминирующее положение занимали первичные фильтраторы и вертикаторы (52.6%), добывающие пищу в толще воды, и вторичные фильтраторы, питающиеся с поверхности субстрата (12.5%). Уже к ст. 3 обилие организмов, потребляющих пищу в толще воды снижалось (13.4%) и на первый план выходили животные, добывающие пищу с поверхности субстрата (79.2%). В бобровых прудах ведущая роль этой группы зоо-

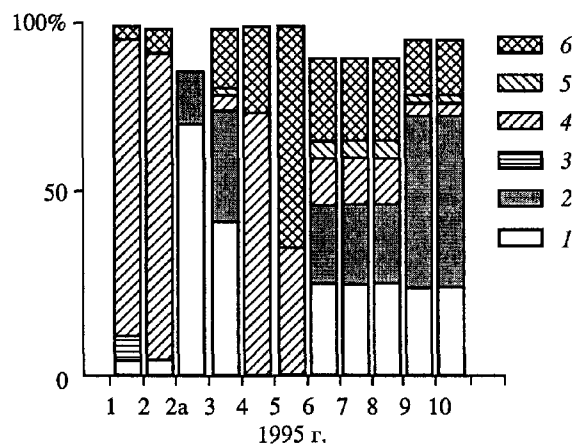
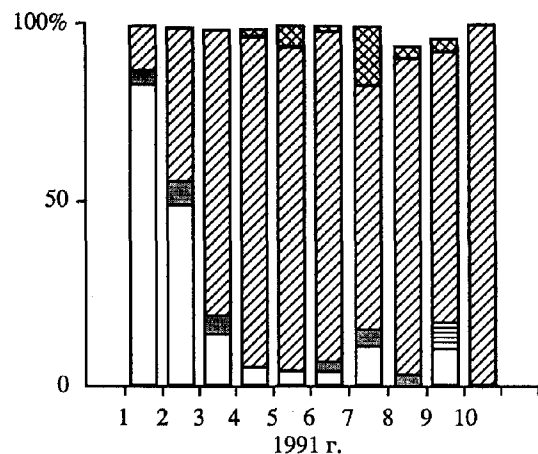


Рис. 25. Трофическая структура зоопланктона (% от общей численности) р. Искры

1 – первичные фильтраторы и вертикаторы, добывающие пищу в толще воды; 2 – фильтраторы + захват, всасывание в толще воды; 3 – вертикаторы, добывающие пищу с поверхности субстрата; 4 – вторичные фильтраторы, добывающие пищу с поверхности субстрата; 5 – первичные фильтраторы, добывающие пищу с поверхности субстрата и в толще воды; 6 – смешанная по способам питания и передвижения группа науплиальных и копепоидных стадий Cyclopoida

планктонов сохранялась, но одновременно увеличивалось обилие первичных фильтраторов и вертикаторов, кормящихся в толще воды – с 4.1% на ст. 5 до 10.4% на ст. 6 и с 0.1% на ст. 8 до 10.8% на ст. 9 (рис. 25).

По уровню биоценотического сходства, выделялись три группы станций: А – станции, зоопланктон которых находился в стрессовых условиях проточности; Б – станции, зоопланктон которых испытывал влияние жизнедеятельности бобров; В – станции в озере и в истоке реки (рис. 26). По уровню биоценотического сходства, выделялись три группы станций: А – станции, зоопланктон которых находился в стрессовых условиях проточности; Б – станции, зоопланктон которых испытывал влияние жизнедеятельности бобров; В – станции в озере и в истоке реки (см. рис. 26).

Уровень сходства зоопланктона между группами станций также был достаточно высоким (более 50%), что определялось сохранением высокой проточности реки.

Всего было отмечено 22 вида планктонов, из которых 10 – Rotatoria, 2 – Copepoda и 10 – Cladocera. Среди доминирующих видов на трех выделенных группах станций отмечены *Chydorus sphaericus*, *Pleuroxus trigonellus*. В озере, наряду с ними, доминировал *Eudiaptomus gracilis*. На участках влияния жизнедеятельности бобров доминирующий комплекс включал большее число видов и, к перечисленным выше, добавлялись *Acroperus harpae* и *Alona rectangularis*.

На станциях, находящихся в зоне влияния бобров, в зоопланктоне появлялись виды, характерные для водоемов различного типа: озерные – *Polyarthra dolichoptera*, *P. longiremis*, *Notholca acuminata*; виды, встречающиеся в озерах, прудах и зарослях вышших водных растений: *Acroperus harpae*, *Euchlanis dilatata*, *Simocephalus vetulus*; способный вести нейстонный образ жизни *Scapholeberis mucronata*; характерный для болот *Trichotria truncata*; донные формы: *Pleuroxus trigonellus*, *Macrothrix laticornis*, а также пелагические *Bosmina obtusirostris*, *B. coregoni*, *Daphnia longispina* и др. Кроме этого в бобровых прудах были выше индексы видового разнообразия Шеннона (см. табл. 40).

Через четыре года активная строительная деятельность бобров резко изменила весь облик реки. Количество плотин увеличилось до 28, все они стали выше и длиннее. Проточный речной участок между станциями 2 и 3 превратился в 2 пруда 0.3 и 0.6 га (пробы зоопланктона отбирались в пруду 0.6 га – ст. 2а). Наиболее масштабные изменения произошли на станциях 6–8 (см. рис. 24, в). Площадь старого пруда увеличилась до 3.8 га, образо-

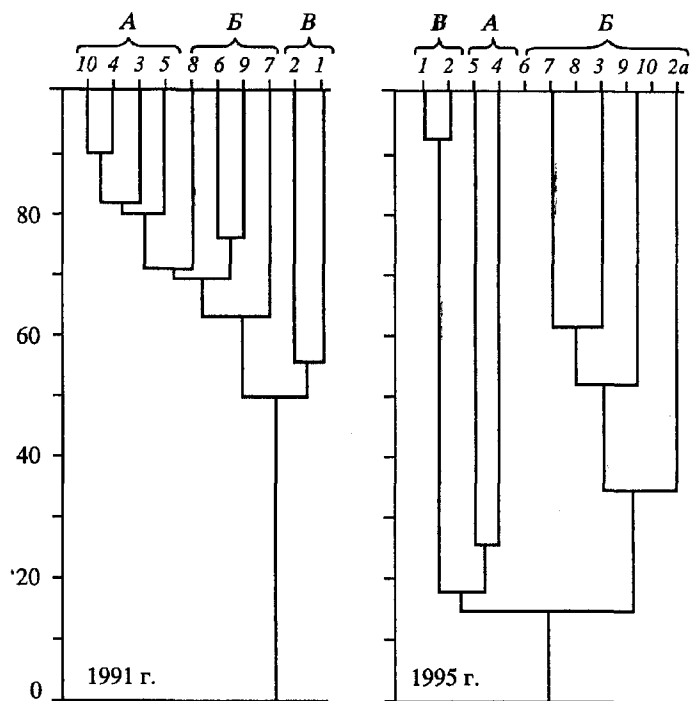


Рис. 26. Дендрограммы уровней биоценоотического сходства зоопланктона исследованных участков р. Искры осенью 1991 и 1995 гг.

валось 3 новых пруда. Произошло слияние отдельных прудов в единый прудово-болотный комплекс. Общая площадь прудов на этом участке составила 7.4 га. Такие же изменения произошли на станциях 9, 10. Площадь пруда увеличилась до 10.2 га (см. рис. 24, д). Чтобы сдержать огромную массу воды, бобры выстроили каскад из 11 плотин ниже этого пруда. Разница уровней между прудом станций 9 и 10 и незарегулированным участком ниже составляла приблизительно 3.0 м.

Преобразования участков реки бобрами сказались и на количественном обилии зоопланктона. В истоке реки, так же как и в 1991 г., происходило сокращение численности и биомассы: в 4.3 и 5.0 раз соответственно (см. табл. 40). Вниз по течению этот процесс нарушался созданным прудом между станциями 2 и 3 (ст. 2а). Здесь происходило увеличение численности в 1.2 раза, а биомассы – в 2.5 раза. На станциях 3 и 4, как и ранее, сокращалось обилие зоопланктона. Однако падение скорости течения на этих участках способствовало меньшей степени обеднения фауны, чем в

1991 г. На ст. 5, в отличие от 1991 г., численность, биомасса и количество видов зоопланктона возрастали по сравнению с расположенным выше участком. Еще большее увеличение численности и биомассы – в 7.0 и в 47.3 раз соответственно, и на 10 по числу видов, происходило в пруду ст. 6, объединившем в себе станции 7 и 8.

В расширенном бобровом пруду, объединившем станции 9, 10, за счет коловраток численность зоопланктона в 2.8 раза превышала плотность планктонного населения в расположенном выше пруду, но биомасса была ниже в 2.0 раза.

В трофической структуре зоопланктона эвтрофного озера ведущее положение занимали вторичные фильтраторы, добывающие пищу с поверхности субстрата (85.0%). Они же доминировали в истоке (ст. 2) (87.1%) и на речных, наиболее удаленных от зон влияния бобров, участках (станции 4, 5) (75.0 и 37.5% соответственно). В бобровых прудах основу трофической структуры составляли первичные фильтраторы, добывающие пищу в толще воды (43–72%) (см. рис. 25).

На основе анализа уровней биоценоотического сходства выделялись также три участка: А – речные станции в наибольшей удаленности от мест влияния жизнедеятельности бобров; Б – бобровые пруды; В – станции в озере и в истоке реки. По сравнению с 1991 г. наблюдалась большая обособленность и специфичность этих групп участков. Зоопланктон ст. 3, испытывающей влияние нового пруда (ст. 2а), и ст. 10, оказавшейся в одном пруду со ст. 9, входили в группу Б. Наиболее своеобразный зоопланктон среди этой группы станций, имела ст. 2а, расположенная близко к истоку (см. рис. 26).

Всего было отмечено 23 вида организмов животного планктона, из которых 7 коловраток, 3 веслоногих и 13 ветвистоусых ракообразных. В отличие от 1991 г. доминирующий комплекс видов для каждой группы станций был более специфичный. Так, на станциях, не испытывающих влияния бобров (группы А и С), доминировали *Chydorus sphaericus*, *Pleuroxus striatus*, *Alona rectangula*. На участках группы Б доминировали *Synchaeta pectinata*, *Polyarthra vulgaris*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia affinis*. По биомассе ведущее положение здесь занимали *Simocephalus vetulus*, *Sida crystallina*, *Polyphemus pediculus*.

Как и в 1991 г., на участках, подверженных влиянию жизнедеятельности бобров, увеличивался индекс видового разнообразия Шеннона (см. табл. 40). Число видов в бобровых прудах превышало число видов на участках, не подверженных влиянию их жизнедеятельности. Кроме этого, в отличие от начального этапа

Таблица 41

Характеристики воды исследованного участка р. Латки (в среднем за вегетационный период)

Год	$T, ^\circ\text{C}$	$V, \text{м/с}$	$\text{O}_2, \text{мг/л}$	$\text{БПК}_5, \text{мгO}_2/\text{л}$
1990	12.5	0.14	6.73	2.27
1999	16.0	0.03	4.75	3.17

Примечание: $T, ^\circ\text{C}$ – температура; $V, \text{м/с}$ – скорость течения; $\text{O}_2, \text{мг/л}$ – содержание кислорода; $\text{БПК}_5, \text{мгO}_2/\text{л}$ – биохимическое потребление кислорода.

освоения, видовое разнообразие было большим, чем в озере (см. табл. 40).

Таким образом, при освоении реки бобрами, с течением времени в сферу их деятельности вовлекались все новые и новые участки. Это способствовало исчезновению быстротекущих зон, и “вкраплению” новых структур, отличающихся замедленным режимом проточности. С увеличением срока эксплуатации реки бобрами менялся состав доминирующих видов зоопланктона: ведущее положение занимали виды озерно-прудового и фитофильного комплексов. На начальных этапах освоения бобрами реки наблюдалась массовая гибель зоопланктона при переносе через недавно построенные плотины. С течением времени река промыла себе новое русло, и бобрами был создан каскад плотин, сглаживающий перепады скоростей течения, что способствовало меньшей трансформации животного населения планктона.

На медленнотекущих реках глубокие изменения гидрологических, гидрохимических параметров и видового состава зоопланктона происходят уже в первый год. Так, на р. Латке (Ярославская область, Некоузский р-н) в 1999 г. бобрами был создан пруд. Образование пруда вызвало значительное снижение проточности участка реки (с июня по октябрь пруд был непроточным) по сравнению с начальным периодом исследований в 1990 г. (табл. 41).

Отсутствие проточности привело к значительному прогреву воды. Большую часть вегетационного периода температура воды пруда по сравнению с проточными участками реки была выше. В отдельные сезоны разница температур составляла $5 ^\circ\text{C}$. Содержание кислорода было невысоким (в среднем 4.75 мг/л), а к концу вегетационного периода регистрировались критические для гидробионтов величины (до 0.9 мг/л). В начальный период исследований столь значительного снижения содержания растворен-

Таблица 42

Средние за вегетационный период показатели видового состава зоопланктона

Год	Таксон	$N, \text{тыс. экз/м}^3$	$B, \text{г/м}^3$	H_N	H_B	$N_{\text{Clad}}/N_{\text{Cycl}}$
1990	Rotatoria	0.24	0.0002	2.09	1.97	0.20
	Copepoda	1.35	0.01			
	Cladocera	0.25	0.007			
	Bcero	1.83	0.02			
1999	Rotatoria	15.4	0.02	1.48	0.65	10.2
	Copepoda	4.7	0.03			
	Cladocera	43.3	21.4			
	Bcero	63.5	21.6			

ного кислорода в воде не наблюдалось ни в один из сезонов. В оба периода исследований участок характеризовался как умеренно загрязненный, хотя абсолютные величины БПК_5 после создания пруда возросли (см. табл. 41).

После создания плотины и образования пруда численности и биомассы зоопланктона увеличивались, прежде всего, за счет развития Cladocera (табл. 42).

В отдельные периоды их численность составляла 100 тыс.экз/м^3 , биомасса 40 г/м^3 . Заметно снижалась и выравненность, что при уменьшении индекса Шеннона, возрастании величины $N_{\text{Cladocera}}/N_{\text{Cyclopoida}}$ свидетельствовало об эвтрофировании данного участка. Об увеличении трофности свидетельствует и массовое развитие *Daphnia pulex*.

В целом при создании бобрами плотин на малых реках:

- снижается скорость течения и большую часть вегетационного периода вода лишь сочится сквозь тело плотины;
- повышается температура воды, содержание легкоокисляющихся органических веществ, снижается содержание растворенного кислорода;
- увеличивается обилие и видовое разнообразие зоопланктона;
- доминируют Cladocera – крупные первичные фильтраторы, добывающие пищу в толще воды.

7.2.3. Сезонная сукцессия зоопланктона в бобровых прудах

В прудах на медленнотекущих речных участках, где весеннее половодье не вызывает значительных разрушений, а мелкие проломы в плотинах бобры, как правило, восстанавливают сразу после окончания половодья, уже в мае отмечаются изменения видового состава и трофической структуры зоопланктона прудов, на-

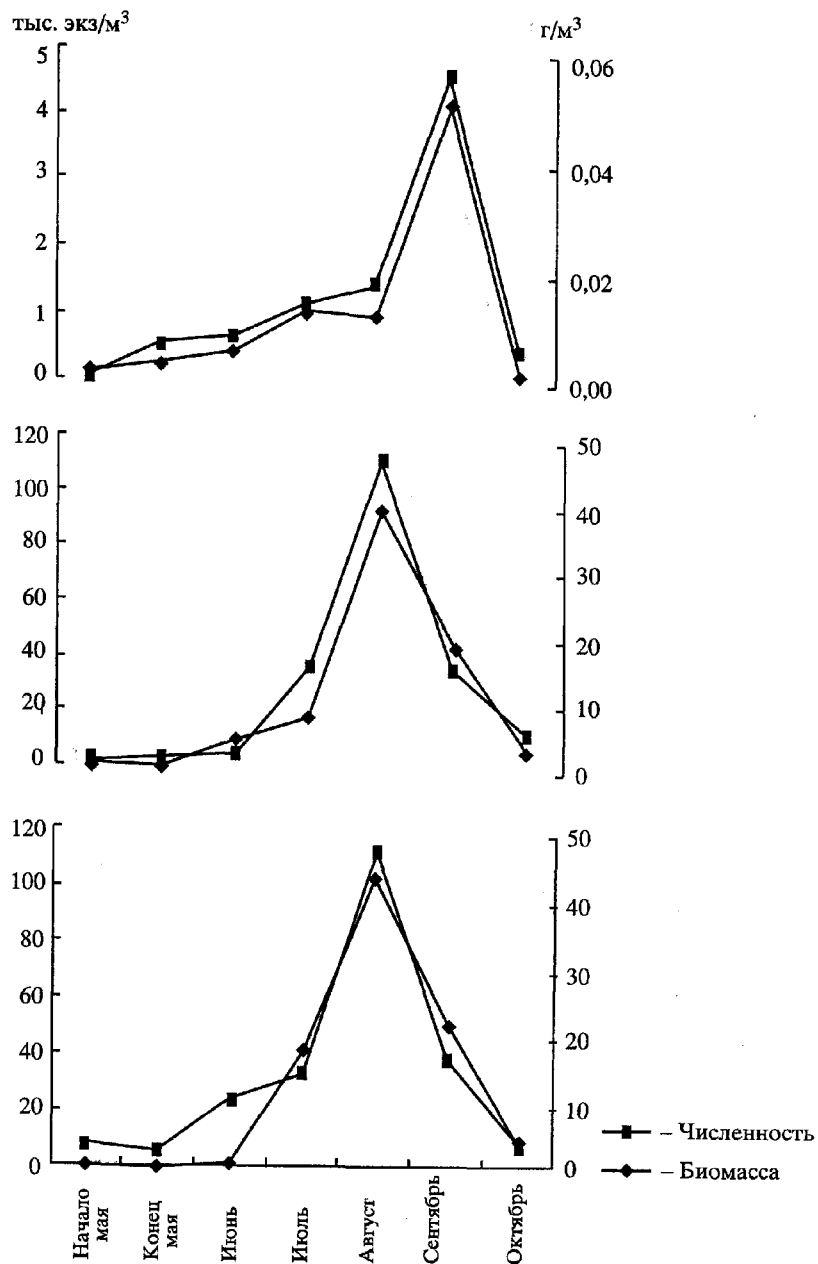


Рис. 27. Сезонные изменения численности и биомассы зоопланктона исследованных участков
 а – речного участка; б – незарастающих бобровых прудов; в – зарастающих бобровых прудов

блюдающиеся в течение всего вегетационного периода. Ход сезонной сукцессии зоопланктона на фоновых участках рек, в незарастающих и зарастающих макрофитами прудах различается. Зарастающими считали пруды, покрытые высшими водными растениями на 3/4 своей площади и более. Бобровые пруды изучали в 1992–1998 и 2000–2001 гг. на реках Заблудашке, Лоше, Чимсоре, Ветке, Шелухе (Вологодская обл., Череповецкий район) и Латке. Деятельность бобров изменяет не только гидрологический режим. При образовании большого зеркала воды меняется освещенность участков, поэтому в качестве фоновых были выбраны участки рек Латки (Ярославская обл., Некоузский р-н), Себлы (Ярославская обл., Брейтовский р-н), Искры (Вологодская обл., Череповецкий р-н), в той или иной степени расположенные под пологом леса.

В начале весны на фоновых участках численность зоопланктона была в среднем 0.04 тыс. экз/м³, биомасса – 0.001 г/м³ (рис. 27, а), основу составляли веслоногие (рис. 28 а, г). В бобровых прудах показатели обилия зоопланктона были выше в 34.7–187.5 раз по численности и в 9.6–41.6 раз по биомассе (см. рис. 27, б, в). Максимальные величины наблюдали в бобровых прудах, которые в предыдущие периоды исследований относили к зарастающим.

В них, вероятно, вследствие интенсивных процессов разложения прошлогодней водной растительности, была наиболее оптимальная пищевая база для зоопланктонов. Косвенным подтверждением этому служит высокий удельный вес хидорид – ползающе-плавающих вторичных фильтраторов. Хотя ведущую роль, как по численности, так и по биомассе играли веслоногие ракообразные за счет доминирования науплиусов и копеподитов (см. рис. 28, б, в, д, е). Зоопланктон бобровых прудов первенствовал по видовому (табл. 43) и трофическому разнообразию (рис. 29).

В конце весны, после полного спада половодья и прогрева воды до 8–10 °С численность и биомасса зоопланктона фоновых участков увеличивалась в 12.5 и 2.6 раз соответственно (см. рис. 27, а). Доминировали веслоногие ракообразные, ветвистые ракообразные занимали в среднем 12% от общей численности и 17.2% от общей биомассы за счет вторичных фильтраторов – представителей родов *Chydorus* и *Pleuroxus* (см. рис. 28, а, г). В трофической структуре появлялись вертикаторы, добывающие пищу в толще воды (см. рис. 29, а). В бобровых прудах по сравнению с началом весны численность и биомасса зоопланктона увеличивались в 2.1 и 1.3–5.3 раз соответственно, намного превышая фоновые величины.

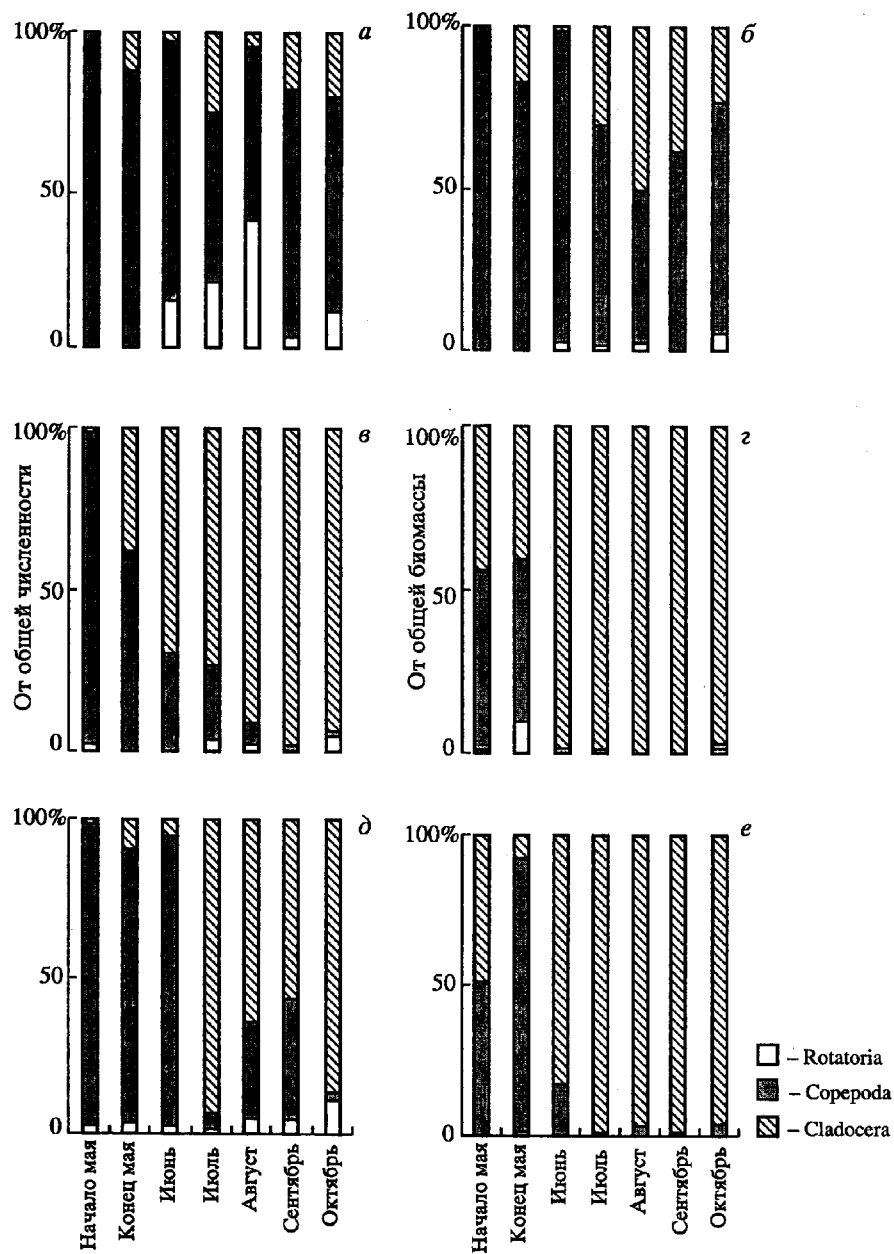


Рис. 28. Соотношение таксономических групп зоопланктона
а, з – на проточном участке; б, д – в незарастающих; в, е – в зарастающих
бобровых прудах

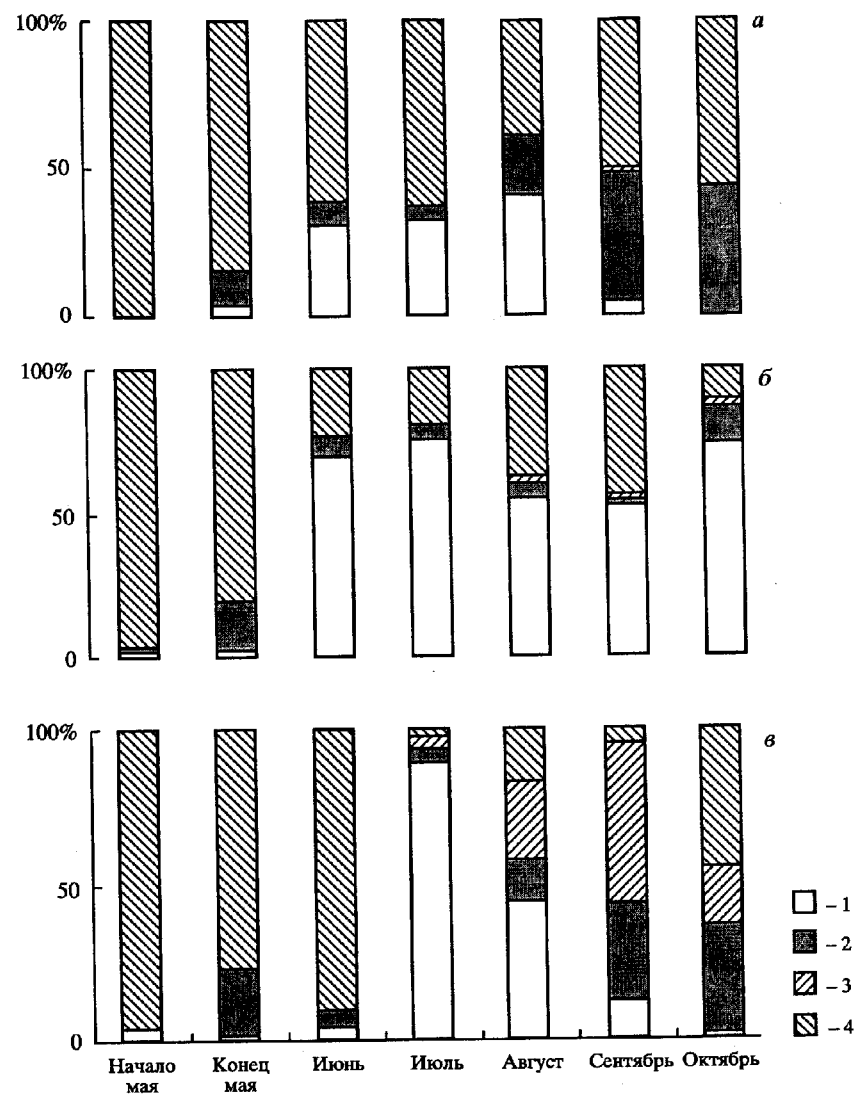


Рис. 29. Обилие экологических групп (% от общей численности) зоопланктона на исследованных участках
а – речного участка; б – незарастающих бобровых прудов; в – зарастающих бобровых прудов. 1 – организмы, добывающие пищу в толще воды; 2 – организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата; 3 – фитофильные и прикрепленно-плавающие организмы; 4 – смешанная по способам питания и передвижения в пространстве группа ювенильных Cyclopoida

Таблица 43

Видовое разнообразие зоопланктона исследованных участков

Участок	Месяц	Число видов				H _N	H _B
		Rota- toria	Cope- poda	Clado- cera	Всего		
Проточ- ный участок	Начало мая	0	1	0	1	—	—
	Конец мая	0	1	1	2	1.26	1.93
	Июнь	3	2	1	6	2.37	1.67
	Июль	2	2	3	7	2.23	2.11
	Август	4	1	2	7	2.38	2.12
	Сентябрь	2	2	3	7	1.96	2.34
	Октябрь	1	1	1	3	1.66	1.76
	Начало мая	0	1	1	2	0.96	1.85
Незарас- тающие макрофи- тами пруды	Конец мая	1	2	1	4	1.74	2.08
	Июнь	1	2	3	6	1.67	0.24
	Июль	3	2	6	11	1.45	0.20
	Август	2	2	7	11	1.68	0.58
	Сентябрь	2	2	5	9	0.47	0.01
	Октябрь	3	2	5	10	2.41	0.27
	Начало мая	1	1	2	4	0.91	1.55
	Конец мая	2	4	3	9	2.02	2.35
Зарастаю- щие макро- фитами пруды	Июнь	3	3	5	10	2.25	2.22
	Июль	1	2	9	12	2.61	2.18
	Август	2	3	10	15	2.73	2.24
	Сентябрь	1	3	7	10	2.13	2.11
	Октябрь	3	3	9	15	2.68	2.34

В зоопланктоне незарастающих бобровых прудов снижалась доля веслоногих ракообразных за счет увеличения относительно обилия ветвистоусых (см. рис. 28, б, д). Среди доминантов зарегистрированы хидориды, а также науплиусы и копепоиды циклопов. В зоопланктоне бобровых прудов по сравнению с фоновыми участками выявлено большее число видов и большие величины индексов Шеннона (см. табл. 43), а максимальное видовое разнообразие отмечено в зарастающих бобровых прудах.

В июне на фоновых участках продолжалось увеличение количества зоопланктона (см. рис. 27, а, з). Максимального обилия достигали веслоногие ракообразные (81.7% от общей численности и 96.6% от общей биомассы). Одновременно возрастала доля коловраток (с 0.5 до 15.2%) (см. рис. 28, а, з). По численности доминировали *Keratella quadrata*, *Euchlanis dilatata*, *Notholca acuminata*, науплиусы и копепоиды циклопов, по биомассе — *Euchlanis dilatata*, *Acanthocyclops vernalis*, *Eucyclops macrurus*, а также их науплиусы и копепоиды. В трофической структуре повышалась доля организмов, добывающих пищу в толще воды (см. рис. 29, а).

В бобровых прудах резко увеличивалась численность и биомасса зоопланктона (см. рис. 27, б, в). В незарастающих бобровых прудах основу численности (69.6%) и биомассы (99.3%) составляли ветвистоусые ракообразные, за счет массового развития *Daphnia longispina* и *D. pulex* — первичных фильтраторов, добывающих пищу в толще воды (рис. 28, б, д; 29, б). В зарастающих бобровых прудах по численности первенствовали веслоногие ракообразные (92.2%) при доминировании науплиусов, копепоидов и взрослых особей *Eucyclops*, *Macrocyclus*, по биомассе — ветвистоусые (83.0%) при доминировании *Daphnia longispina* и *D. pulex* (см. рис. 28, в, е). Максимальное число видов и выравнивание зоопланктона отмечены в зарастающих прудах (см. табл. 43). В июле на фоновых участках численность зоопланктона увеличивалась в 1.8 раз, биомасса — в 2.6 раз (см. рис. 27, а). Основу численности составляли веслоногие ракообразные (53.8% и 68.4% соответственно), по биомассе возрастала доля ветвистоусых рачков (с 3.1 до 25.2%) (см. рис. 28, а, з).

По численности доминировали науплиусы циклопов, а также *Keratella quadrata*, *Kellicottia longispina*, по биомассе — *Ceriodaphnia reticulata*, науплиусы и копепоиды Cyclopoida.

В бобровых прудах количество зоопланктона в десятки раз превышало численность и биомассу в реке (см. рис. 27, б, в). Максимального обилия достигали Cladocera (см. рис. 28, б, в, д, е), за счет доминирования *Daphnia longispina* и *D. pulex*. Благодаря первичным фильтраторам, преобладали организмы, добывающие пищу в толще воды (см. рис. 29, б, в). По числу видов зоопланктон бобровых прудов был богаче, но при этом минимальные величины индексов Шеннона отмечены в незарастающих, максимальные — в зарастающих прудах (см. табл. 43).

В августе общая численность и биомасса зоопланктона на фоновых участках фактически не изменялись (см. рис. 27, а), однако увеличилось обилие ветвистоусых ракообразных до максимальных в вегетационный период величин (см. рис. 28, а, з). По численности и биомассе доминировали копепоиды *Eucyclops serrulatus*, *Notholca acuminata*, только по биомассе — *E. serrulatus*. По способу питания наибольшей за вегетационный период доли достигали организмы, добывающие пищу в толще воды (см. рис. 29, а). Кроме этого, вследствие накопления органических веществ увеличивалась доля организмов, добывающих пищу с поверхности субстрата.

В бобровых прудах в августе зоопланктон достигал максимальных за вегетационный период численности и биомассы (см. рис. 27, б, в). Его основу составляли ветвистоусые ракообраз-

ные (см. рис. 28, б, в, д, е). В незарастающих бобровых прудах по численности и биомассе доминировали *Daphnia longispina* и *D. pulex*, в зарастающих – *D. longispina*, *D. pulex*, *Simocephalus vetulus*, *Scapholeberis mucronata*, *Polyphemus pediculus*. В трофической структуре преобладали первичные фильтраторы, добывающие пищу в толще воды, одновременно увеличивалась доля организмов, добывающих пищу с поверхности субстрата. В зарастающих прудах первенство также принадлежало организмам, добывающим пищу в толще воды, но увеличивалась доля первичных фильтраторов, ведущих плавающий и прикрепленный к субстрату образ жизни (фитофильных видов), и животных, добывающих пищу с поверхности субстрата (см. рис. 29, б, в). Наибольшее число видов зоопланктов отмечено в зарастающих макрофитами прудах, наименьшее – на фоновых участках реки (см. табл. 43). Минимальная выравненность зоопланктона была в незарастающих, максимальная – в зарастающих бобровых прудах.

В сентябре на фоновых участках зафиксированы наибольшие в вегетационный период величины количественных характеристик зоопланктона (см. рис. 27, а). Основу численности и биомассы составляли веслоногие ракообразные (79.1 и 61.1% соответственно), однако достаточно высокой оставалась доля ветвистоусых (17.5 и 38.3%) (см. рис. 28, а, з). Доминировали представители родов *Eucyclops*, *Chydorus*, *Alona* и *Pleuroxus*. В трофической структуре резко сокращалось обилие организмов, добывающих пищу в толще воды, и в связи с накоплением за вегетационный период органических веществ доминировали вертикаторы, вторичные фильтраторы, собиратели–фито- детритофаги и эврифаги, добывающие пищу с поверхности субстрата (см. рис. 29, а).

В бобровых прудах численность и биомасса зоопланктона снижались, однако, как и в предыдущие сезоны, в десятки раз превышали фоновые величины (см. рис. 27, б, в). В незарастающих бобровых прудах основу зоопланктона составляли кладоцеры за счет доминирования *Daphnia longispina*, *D. pulex*. В трофической структуре первенствовали первичные фильтраторы, добывающие пищу в толще воды (см. рис. 29, б). В зарастающих бобровых прудах наибольшее обилие также сохраняли ветвистоусые ракообразные за счет доминирования *Simocephalus vetulus*, *Scapholeberis mucronata*, *Daphnia longispina* и *D. pulex*. В связи с накоплением органики на макрофитах и дне среди экологических групп наибольшего обилия достигали первичные фильтраторы, ведущие плавающий и прикрепленный к субстрату образ жизни (фитофильные виды), а также организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата (см. рис. 29, б, в). По максимальному чис-

лу видов и выравненности зоопланктона выделялись зарастающие бобровые пруды (см. табл. 43).

В октябре на фоновых участках количество зоопланктона сокращалось до уровня, наблюдаемого весной (см. рис. 27, а). В соотношении таксономических групп отмечалось незначительное снижение доли кладоцер и увеличение обилия коловраток (см. рис. 28, а, з). Среди доминантов были науплиусы и копеподиты, а также взрослые особи *Eucyclops serrulatus*, *E. macrurus*, *Acanthocyclops vernalis*, а также *Chydorus sphaericus*, *Testudinella patina*. В трофической структуре максимального обилия достигали организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата (см. рис. 29, а).

В бобровых прудах численность и биомасса зоопланктона снижались, но оставались намного выше, чем на фоновых участках (см. рис. 27, б, в). Основу численности и биомассы составляли ветвистоусые ракообразные, причем в зарастающих прудах их доля была более высокой (см. рис. 28, б, в, д, е). В незарастающих прудах по численности доминировали *Euchlanis dilatata*, *Daphnia longispina*, *D. pulex*, по биомассе – *D. longispina*, *D. pulex*. В трофической структуре ведущее положение занимали первичные фильтраторы, добывающие пищу в толще воды (см. рис. 29, б). В зарастающих прудах в число доминантов входили *Simocephalus vetulus*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia longispina*, *D. pulex*. В трофической структуре преобладали плавающе-ползающие и ползающе-плавающие организмы, первичные фильтраторы, ведущие плавающий и прикрепленный к субстрату образ жизни (фитофильные виды) (см. рис. 29, в). По числу видов, как и в предыдущие сезоны, первенствовали бобровые пруды, среди которых особо выделялись пруды, зарастающие макрофитами (см. табл. 43). В них сохранялась и самая высокая выравненность животного населения планктона, в то время как минимальные величины индексов Шеннона зарегистрированы в незарастающих прудах.

В целом отмечены достаточно глубокие отличия в ходе сезонного развития зоопланктона проточных речных участков, зарастающих и незарастающих бобровых прудов. В первую очередь это касается количественного обилия зоопланктона. На протяжении всего вегетационного периода наибольшие численности и биомассы зарегистрированы в бобровых прудах, среди которых первенствует зоопланктон зарастающих макрофитами прудов.

В зоопланктоне бобровых прудов уже с конца весны–начала лета и до глубокой осени основу численности и биомассы составляли крупные виды кладоцер сем. *Daphniidae*. На фоновых участ-

ках ветвистоусые ракообразные наибольшего обилия достигали только во второй половине лета—начале осени в основном за счет развития представителей сем. Chydoridae, а большую часть вегетационного периода доминировали веслоногие ракообразные.

Различается и трофическая структура зоопланктона. На фоновых участках весной доминируют организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата, которая концентрируется в придонных слоях после половодья. В летний сезон наблюдается массовое развитие организмов, добывающих пищу в толще воды. В осенний сезон в связи с накоплением органических веществ на поверхности субстрата их сменяют группы плавающе-ползающих и ползающе-плавающих животных. В незарастающих бобровых прудах уже с начала лета и до конца вегетационного периода ведущее положение занимают первичные фильтраторы, добывающие пищу в толще воды. В зарастающих бобровых прудах с середины лета и до начала осени увеличивается доля первичных фильтраторов, ведущих плавающий и прикрепленный к субстрату образ жизни (фитофильные виды). К началу осени в связи с началом отмирания макрофитов и накоплением органических веществ на растениях и на дне возрастает доля плавающе-ползающих и ползающе-плавающих организмов.

Минимальным разнообразием видов во все сезоны отличается зоопланктон фоновых участков, максимальное количество видов характерно для зоопланктона заросших прудов.

Наибольшие величины индексов Шеннона, а, следовательно и выравнивание зоопланктона, фиксируется в зарастающих бобровых прудах, что характерно для фауны зарослей макрофитов всех водных объектов (Камлюк, 1992), минимальные – в незарастающих бобровых прудах, что связано с процессом эвтрофирования.

7.2.4. Распределение зоопланктона по продольному профилю бобровых прудов различной формы

Исследованные пруды рек Латки, Заблудашки и Лоши относились к категории пойменных (Соловьев, 1991). Для изучения распределения зоопланктона по продольному профилю прудов были выделены верхний (I), средний (II) и нижний (III) участки. На р. Латке отдельно был выделен затопленный водами пруда пойменный водоем (IV). Весной, летом и осенью 1998–1999 гг. на реках Заблудашке и Лоше и в 2000 г. на р. Латке за одну съемку отбирали от 5 до 10 проб на каждом участке.

Существуют пойменные бобровые пруды различной конфигурации, которая зависит от глубины вреза и уклона русла, морфометрии пойменного участка, продолжительности и интенсивности строительной деятельности бобров. Чаще всего встречаются пруды “типичной” формы. Их отличительные черты: верхний участок – узкий, находится в пределах русла и, как правило, расположен под пологом леса, в паводковые и послепаводковые периоды проточный; средний и нижний участки затопливают часть поймы, вследствие чего имеют максимальную ширину. Кроме этого, вследствие грызущей активности животных, а также гибели деревьев, подтопленных водой, наблюдается быстрое осветление среднего и нижнего участков прудов. При повторном заселении бобрами участка реки могут образовываться “атипичные” формы прудов. Так, нами был выделен пруд, имеющий вид перевернутой бутылки, когда широкий и непроточный участок расположен сверху и в середине пруда. На таких прудах характерно отсутствие лесного полога. Нижний участок узкий и проточный в паводковые и послепаводковые периоды. Наши наблюдения на 25 малых реках бассейна Верхней Волги показывают, что основной тип формы прудов – типичный. Форма прудов может сохраняться или на протяжении одного вегетационного периода, или нескольких лет (по нашим наблюдениям до 10). При этом изменяется только уровень воды, как из года в год, так и от весны к осени.

Пруд Старый на р. Латке был верхним в каскаде, имел типичную форму. Его ширина постепенно увеличивалась от верхней границы к плотине, крылья которой выходили на пойму (рис. 30).

Верхний участок пруда располагался под пологом леса. На нижнем участке пруд соединялся восьми метровым каналом с бывшим временным водоемом в естественном понижении поймы. Весной глубина пруда увеличивалась от верхнего участка к нижнему с 0.95 до 1.9 м, температура воды – с 10.4 до 12.8 °С. В пойменном водоеме глубина была минимальной – 0.30 м, но максимальная температура – 14.1 °С. Скорость течения (0.12 м/с) фиксировалась только на верхнем участке. Внизу пруда вода перетекала через гребень плотины.

Наименьшая плотность зоопланктона, зарегистрированная на верхнем участке, достоверно увеличивалась на среднем и нижнем (табл. 44). Максимальная численность наблюдалась в заливаемом пойменном водоеме.

Основу численности и биомассы на всех участках пруда составляли науплиусы и копепоиды циклопов, но в пойменном водоеме доминировали *Daphnia longispina* и *D.pulex*. Из-за сходства

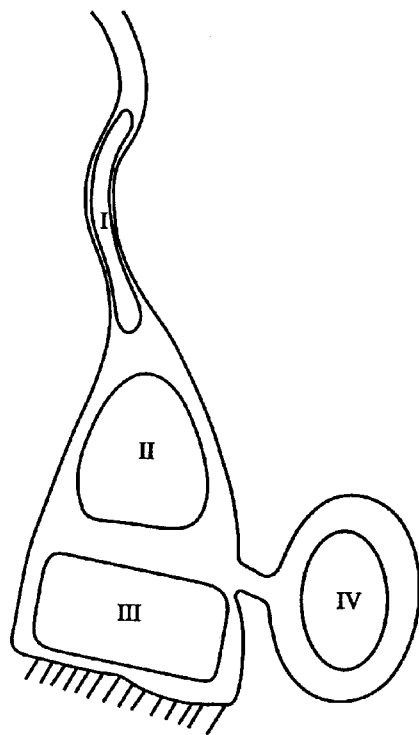


Рис. 30. Схема пруда "Старый" и участков отбора проб на р. Латке
I – верхний участок; II – средний участок; III – нижний участок; IV – пойменный водоем

видового состава и доминирующих видов биомасса зоопланктона на различных участках пруда не имела достоверных отличий. В более прогреваемом пойменном водоеме благодаря развитию *Cladocera* она была достоверно выше (почти в 300 раз). Значимых отличий по числу видов на различных участках пруда не было. В залитом пойменном понижении число видов было достоверно большим, чем на верхнем и среднем участках (см. табл. 44). Причинами этого могли быть более раннее наступление биологической весны из-за бы-

рого прогревания воды, благоприятные гидрологические условия – паводковые воды не сносили накопленные органические вещества, биогенные элементы и покоящиеся стадии организмов зоопланктона.

В июле бобры нарастили высоту плотины, глубины в продольном профиле увеличились с 1.10 до 2.2 м, а в пойменном водоеме – 0.48 м. На верхнем участке температура была 16.2 °С, на среднем и нижнем повышалась на 2.3 °С, достигая максимума (19.8 °С) в пойменном водоеме. Скорость течения 0.05 м/с зафиксирована только на верхнем участке. На нижнем участке вода медленно сочилась сквозь тело плотины. На верхнем участке отмечена минимальная численность зоопланктона (см. табл. 44). Низкая численность была и в пойменном водоеме, по всей видимости, из-за крайне неблагоприятного кислородного режима в результате интенсивных процессов разложения грунтов залитой поймы. На среднем и нижнем участке численность зоопланктона была достоверно выше. Распределение биомассы было аналогичным (см. табл. 44). На верхнем участке преобладали копепо-ды за счет доминирования науплиусов, копеподитов и взрослых

Таблица 44

Количественное обилие зоопланктона на исследованных участках пруда "Старый"

Показатель	Станция	Весна	Лето	Осень
Число видов	1	3.2±0.6	10.6±1.9	9.2±0.6
	2	3.4±0.7	6±1.2	5.8±2.0
	3	3.8±1.0	4.8±0.6	5.4±0.7
	4	5±0.9	5.4±1.1	5.6±1.1
Численность, тыс. экз/м³	1	0.2±0.1	15.7±4.7	16.8±1.4
	2	0.7±0.3	123.5±39.3	10.3±1.8
	3	1.8±0.3	159.5±5.3	13.3±1.4
	4	87.4±65.1	19.6±4.5	9.5±1.9
Биомасса, г/м³	1	0.03±0.005	0.4±0.1	0.3±0.1
	2	0.03±0.011	22.8±7.4	12.4±3.6
	3	0.03±0.009	28.1±5.9	19.8±4.5
	4	8.8±3.2	4.7±2.9	7.3±2.1

особей *Eucyclops serrulatus* и *Macrocyclus albidus*. На остальных участках ведущее положение занимали кладоцеры – *Daphnia pulex* и *D. longispina*. Наибольшее число видов зафиксировано на верхнем участке, на остальных происходило достоверное снижение видового разнообразия (см. табл. 44). Причинами этого могли быть постоянный принос видов из речных участков, расположенных выше, более благоприятный кислородный режим и менее глубокие последствия эвтрофирования, вызываемого жизнедеятельностью бобров.

В сентябре бобры еще более увеличили высоту и длину плотины, в результате чего глубина по продольному профилю изменялась с 1.2 до 2.5 м. В пойменном водоеме максимальная глубина составляла 0.63 м. Температура воды на всех участках пруда и в пойменном водоеме была одинаковой – 11.9 °С. Скорость течения фиксировалась только на верхнем участке – 0.05 м/с. На нижнем участке вода медленно перетекала через гребень плотины.

На верхнем участке за счет массового развития науплиусов и копеподитов *Cyclopoida* численность зоопланктона была максимальной (см. табл. 44). Значимых различий плотности организмов между средним и нижним участками, а также пойменным водоемом не наблюдалось. Основу численности везде составляли *Daphnia pulex*, *D. longispina* и *Eucyclops serrulatus*. Доминирование этих видов привело к повышению биомассы на среднем, нижнем участках и в пойменном водоеме до величин, достоверно отличающихся от биомассы зоопланктона на верхнем участке (см. табл. 44). При этом максимальные значения отмечались на ниж-

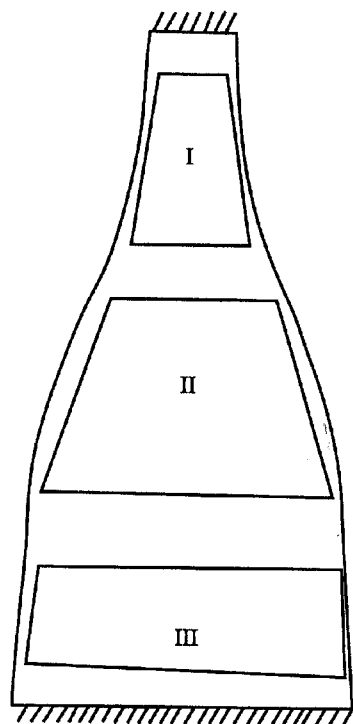


Рис. 31. Схема пруда "Чаша"
Обозначения те же, что на рис. 30

нем участке. Увеличение численности и биомассы в пойменном водоеме по сравнению с летним сезоном могло быть вызвано снижением температуры воды, а также увеличением глубины и площади залития. Таким образом, наблюдались процессы, характерные для начальных стадий развития при создании водохранилищ и залития прудов, – эффект летования. По числу видов, как и летом, первенствовал зоопланктон верхнего участка (см. табл. 44).

Пруд Чаша на р. Заблудашке был вторым в каскаде и имел типичную форму (см. рис. 31).

Верхний участок пруда располагался под пологом леса. В конце мая наибольшие глубины (1.6 м) отмечены на нижнем участке. Температура воды (9.1 °C) по продольному про-

филю пруда не менялась. Из-за пролома расположенной выше плотины проточность не более 0.05 м/с наблюдалась на коротком промежутке верхней части. Вода пруда Чаша переливалась через верх цельной плотины.

Численность зоопланктона колебалась от 24.2 до 67.6 тыс. экз/м³, причем на среднем и нижнем участках была достоверно выше, чем на верхнем (табл. 45). Ведущее положение по всему профилю пруда занимали веслоногие ракообразные (56–63%), доминировали науплиальные и копепоидитные стадии *Euscyclops serrulatus*, *Acanthocyclops vernalis*, *Mytilina mucronata*, *Platyiya quadricornis*.

По биомассе различия носили более глубокий характер. Достоверно отличаясь на всех трех участках отличались друг от друга, ее значения повышались от верхнего участка пруда к нижнему (см. табл. 45). Точно так же изменялось и обилие ветвистоусых ракообразных. В верхней зоне пруда их доля была минимальной – 8.8%, в то время как в нижней – 75.5%. Основным фактором такого распределения можно признать наличие течения на верхнем участке, а также его затененность. Доминирующий ком-

Таблица 45

Количественное обилие зоопланктона на исследованных участках пруда "Чаша"

Показатель	Станции	Весна	Лето	Осень
Число видов	1	11±3.5	3.0±1.2	11.6±2.6
	2	9±3	5.8±1.8	8.4±2.1
	3	10±3	5.8±1.0	8.2±1.0
Численность, тыс.экз/м³	1	54.3±23.2	36.1±13.8	27.34±5.9
	2	48.5±20.1	57.3±6.0	43.6±7.3
	3	20.5±11.3	77.8±17.2	66.78±5.6
Биомасса, г/м³	1	45.2±8.4	12.0±4.8	1.54±0.7
	2	50.5±11.9	26.4±6.1	3.42±0.6
	3	33.3±9.1	30.7±4.7	14±4.4

плекс представлен *Daphnia longispina*, *Polyphemus pediculus*, *Euscyclops serrulatus*, ювенильными стадиями конепод, *Synchaeta pectinata*. По числу видов достоверных отличий не отмечалось (см. табл. 45).

В июле максимальная глубина пруда (1.0 м) была на нижнем участке, минимальная температура – на верхнем участке пруда (24.6 °C), максимальная (на 3 °C выше) – на нижнем. Плотина предыдущего пруда была восстановлена. Вода равномерно и медленно перетекала через ее гребень, но течения на верхнем участке не отмечалось. На нижнем участке пруда вода сочилась сквозь плотину.

Минимальная численность зоопланктона (36.1 тыс. экз/м³) зарегистрирована на верхнем участке (см. табл. 45). Основной вклад в численность зоопланктона вносили ветвистоусые (79.9%) и веслоногие ракообразные (17.7%) при доминировании *Daphnia longispina* и науплиусов Cyclopoida.

Величины биомасс варьировали от 12.0 до 30.7 г/м³, наименьшие из которых были на верхнем участке (табл. 45). Основу биомассы составляли кладоцеры – в среднем 99.8%. На всех участках доминировала *Daphnia longispina*. По числу видов достоверные отличия были отмечены между верхним и нижним участками (см. табл. 45).

В сентябре глубина пруда увеличивалась от верхней границы пруда к нижней с 0.3 до 0.65 м, температура воды – с 8.3 до 9.5 °C. Проточности ни на одном из участков не фиксировалось, вода сочилась сквозь тела верхней и нижней плотин.

Численность зоопланктона на верхнем участке составляла 27.3 тыс. экз/м³, на среднем и нижнем – в 1.6 и 2.4 раза больше, причем различия между всеми участками были достоверными

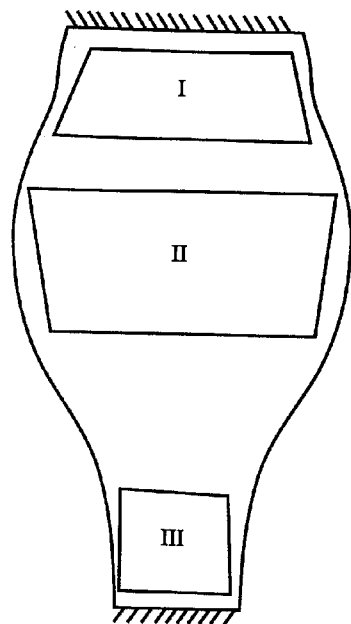


Рис. 32. Схема пруда "Топь".
Обозначения те же, что на рис. 30

(см. табл. 45). Основу численности составляли коловратки и клadoцеры – 37.7 и 35.2% соответственно. Доминировали *Polyarthra vulgaris*, *Synchaeta pectinata*, *Daphnia longispina*.

Биомасса зоопланктона колебалась от 1.5 до 14.0 г/м³, а ее распределение по продольному профилю было аналогично распределению численности (см. табл. 45). Основу биомассы составляли ветвистоусые ракообразные (в среднем 98.1%), за счет доминирования на всех участках *Daphnia longispina*. Достоверных отличий по числу видов не было отмечено (см. табл. 45).

Различия количественного обилия зоопланктона по продольному профилю пруда летом и осенью могли определяться затененностью верхнего участка пологом леса.

Пруд Топь на р. Лоше имел необычную форму перевернутой бутылки, т.е. самый узкий и наиболее проточный участок был перед плотиной (рис. 32). Произошло это в результате строительства новой плотины ниже старой с проломом в середине, оставленной бобрами за 10 лет до этого, но навсегда изменившей морфометрию участка. Ни один из участков пруда не располагался под пологом леса.

В середине мая глубины по продольному профилю пруда увеличивались с 0.75 до 1.25 м. Температура на всей площади пруда была одинаковой – 9.8 °С. На верхнем участке течения не наблюдалось. Верхняя плотина пруда была фактически под водой, вследствие чего уровень воды до и после нее был одинаковым. Скорость течения (0.12 м/с) зафиксирована на узком нижнем участке пруда, где вода обтекала плотину по участку поймы с левой стороны.

Численность зоопланктона находилась в пределах от 0.9 до 3.6 тыс. экз/м³, причем на верхнем участке она была достоверно выше, чем на среднем и нижнем (табл. 46). Основу численности (в среднем 66.6%) составляли Cyclopoida – за счет науплиусов, а также представители родов *Pleuroxus* и *Chydorus*.

Таблица 46

Количественное обилие зоопланктона на исследованных участках пруда "Топь"

Показатели	Станции	Весна	Лето	Осень
Число видов	1	5.8±1.0	5.8±1.0	11.0±3.5
	2	6.0±2.0	5.2±0.6	9.0±3.0
	3	7.6±2.3	3.8±1.8	10.0±3.0
Численность, тыс.экз/м ³	1	3.6±0.8	196.3±19.2	54.3±23.2
	2	0.8±0.3	120.5±53.2	48.5±20.1
	3	1.0±0.3	133.8±36.9	20.5±11.3
Биомасса, г/м ³	1	0.019±0.005	42.2±11.3	45.2±8.4
	2	0.006±0.004	23.5±13.0	50.5±11.9
	3	0.007±0.003	56.2±7.4	33.3±9.1

Биомасса варьировала в пределах от 0.006 до 0.02 г/м³ (см. табл. 46). Максимальные ее величины были отмечены также на верхнем участке пруда и имели значимые отличия от биомасс среднего и нижнего участков. Основу биомасс составляли ветвистоусые и веслоногие рачки. Необходимо отметить, что доля *Cladocera* уменьшалась к нижнему участку с 48.6 до 19.7%. Доминировали науплиусы Cyclopoida, *Eucyclops serrulatus* и представители родов *Pleuroxus* и *Chydorus*. Такое распределение зоопланктона было вызвано наличием проточности на нижнем участке пруда.

В середине июля глубина пруда по продольному профилю увеличивалась с 0.6 до 1.0 м, температура (23.3 °С) не изменялась. Плотина пруда Топь была полностью восстановлена, вода медленно перетекала через ее гребень, на нижнем участке течение не зафиксировано. Плотина верхнего пруда по-прежнему была полузатоплена и не являлась преградой для воды.

Тенденции в распределении численности зоопланктона были такими же, как и в весенний период. Максимальные величины (196.3 тыс. экз/м³) – на верхнем участке пруда, на среднем и нижнем – в 1.4–1.6 раза меньше, однако достоверных отличий между плотностью зоопланктона различных участков уже не было (см. табл. 46). Основу численности на всей площади пруда составляли Cladocera – 84.5%. Доминировали *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia reticulata*. Биомасса зоопланктона варьировала от 10.0 до 63.6 г/м³, но значимых отличий между различными участками также не отмечено (см. табл. 46). Преобладали по биомассе также ветвистоусые ракообразные, занимая в среднем 79%. Доминировала на всех участках *Daphnia longispina*. По числу видов достоверных отличий не наблюдалось (см. табл. 46).

Осенью глубина пруда увеличивалась от верхнего участка к нижнему с 0.6 до 1.35 м. Температура воды была одинаковой на всех участках – 10.5 °С. В связи с дождевым паводком возрастала проточность нижнего участка до 0.11 м/с, вода перетекала через гребень плотины.

Выравненность количественного обилия зоопланктона по продольному профилю пруда, несмотря на наличие проточности на нижнем участке, сохранялась благодаря целостности плотины. Прослеживалась лишь тенденция снижения численности и биомассы зоопланктона от верхних границ к нижним (см. табл. 46). Основу зоопланктона на всей площади пруда составляли ветвистоусые ракообразные (60% от общей численности и 89.2% от биомассы), доминировала *Daphnia longispina*.

Из полученных результатов следует:

1) для бобровых прудов характерно две формы. Типичная форма пруда, когда узкий, расположенный под пологом леса и проточный верхний участок постепенно переходит в более широкие средний и нижний участки, затопливающие часть поймы. Пруд атипичной формы, возникающий при повторном заселении бобрами реки, характеризуется затоплением поймы на верхних и средних участках и проточностью на узком нижнем участке;

2) различия температуры воды отмечаются только на первых в каскаде прудах, причем минимальные значения характерны для их верхних участков за счет более холодных вод реки. Кроме этого, на залитых участках поймы из-за меньших глубин и более быстрого прогревания воды наблюдаются более высокие температуры в весенний и летний сезоны;

3) проточность верхних участков наблюдается на первых прудах в составе каскада в течение всего вегетационного периода. На остальных прудах скорость течения возрастает в случае нарушения целостности плотин;

4) по продольному профилю прудов в зависимости от времени года и гидрологических условий наблюдается неравномерное распределение зоопланктона:

- в первых в составе каскада прудах “типичной” формы менее всего развит зоопланктон верхних участков. Наиболее ярко это проявляется в летний и осенний сезоны. По числу видов главенствует верхний участок, где наименее ярко выражены последствия эвтрофирования, а также происходит постоянный принос новых видов речными водами. Большую роль в формировании зоопланктона прудов играют образованные при помощи строительной деятельности бобров пойменные водоемы, в которых раньше наступает биологическая весна;

- на вторых в составе каскада прудах типичной формы в течение всего вегетационного периода наименьшим количеством отличается зоопланктон на верхних участках;

- в прудах атипичной формы неравномерное распределение зоопланктона отмечается в весенний период после половодья, причем наибольшим количественным обилием отличается верхний участок пруда;

5) в целом по продольному профилю бобровых прудов максимальное количественное обилие зоопланктона отмечается на широких и малопроточных участках, в которых затопление части поймы увеличивает мозаичность биотопов и количество пищи.

7.2.5. Сравнительный анализ процессов трансформации зоопланктона бобровых прудов как реакции на эвтрофирование и экотонизацию

Для анализа использовали материал, собранный на малых реках Дарвинского государственного заповедника в вегетационные сезоны 1991–1998 гг. Отбор проб в различные годы проводили ежемесячно с мая по октябрь, либо в мае, июле, сентябре. Для анализа использовали средние за все сезоны данные. Исследованиями были охвачены бобровые пруды на реках Искре, Лоше, Чимсоре, Шелухе, Заблудашке, Ветке. Учитывался возраст прудов, их проточность и степень зарастания макрофитами. Проточным считался пруд, в котором вода бежит (переливается) через гребень плотины, независимо от количества осадков и сезона. В слабопроточном пруду вода стоит вровень с гребнем и переливается через него только во время выпадения обильных осадков, а остальное время существует лишь диффузный сток через тело плотины. В качестве контроля исследовали проточные участки р. Искры, расположенные выше бобровых поселений, так как это единственно доступный водоток на территории Дарвинского государственного заповедника, на котором в течение 1991–1993 гг. сохранялись ненарушенные речные участки. Тем более, что большинство морфометрических и гидрологических характеристик этого водотока идентичны таковым других исследованных рек.

Общезвестно, что видовой состав зоопланктона служит важным показателем состояния водного объекта и его трофического статуса. Уже в первый год функционирования прудов, еще сохраняющих проточность, наблюдали изменение соотношения таксономических групп зоопланктеров. В частности, увеличивалась доля *Cladocera* в общей численности и биомассе зоопланкто-

Таблица 47

Основные показатели количественного обилия зоопланктона

Показатель		Контроль	Проточный пруд 1-го года	Проточный пруд 4-го года и более	Слабопроточный пруд	Слабопроточный пруд с зарослями макрофитов
Количество видов	I	4±1.0	6±1.2	6.0±0.8	2±0.3	2±1.2
	II	2±0.8	3±0.4	2±0.3	2±0.2	2±0.6
	III	4±0.5	6±1.6	7±0.7	4±0.5	7±0.4
	Σ	10±0.8	14±1.3	15±2.1	8±0.5	11±1.2
Численность	I, %	47.7±21.1	32.1±10.2	28.9±8.5	11.1±3.8	8.0±2.2
	II, %	31.1±5.8	16.6±3.2	15.4±5.3	21.7±4.3	6.5±3.2
	III, %	21.2±10.0	51.3±11.4	55.7±10.1	67.2±7.1	85.5±12.4
	Σ*, тыс. экз./м ³	2.1±1.5	4.0±2.2	7.2±2.2	113.2±44.1	37.3±12.1
Биомасса	I, %	11.0±5.2	8.0±4.3	10.0±3.4	0.1±0.05	0.2±0.09
	II, %	41.5±18.1	22.8±1.4	31.5±8.5	0.6±0.2	0.5±0.3
	III, %	47.5±10.2	69.2±11.8	58.5±5.3	93.3±5.1	99.1±9.4
	Σ*, г/м ³	0.016±0.01	0.216±0.15	0.43±0.12	32.4±12.3	6.5±2.5
Индекс трофии, E	H _N	1.8±0.2	2.0±0.3	1.7±0.2	0.9±0.1	1.9±0.3
	H _B	1.5±0.1	1.8±0.1	0.9±0.1	0.2±0.06	2.2±0.1
	трофии, E	1.9±0.8	3.0±0.5	1.50±0.2	0.3±0.1	0.2±0.05
	$\frac{N_{Clad.}}{N_{Cycl.}}$	0.4±0.2	8.6±1.39	7.4±1.6	18.5±2.8	15.3±2.3
n		18	9	18	30	15

* I – коловратки; II – веслоногие; III – ветвистоусые ракообразные.

* Данные за 1993 г. (n = 9).

на (см. табл. 47). В проточных прудах возраста четырех лет и более по сравнению с контрольными участками различия приобретали еще более глубокий характер: в общей численности сокращалась доля веслоногих ракообразных в среднем с 31.1 до 15.4% и сохранялось преобладание ветвистоусых (см. табл. 47). В слабопроточных прудах отмечены более яркие отличия по сравнению, как с контрольными участками рек, так и с проточными прудами: достоверно снижалась доля коловраток, а обилие ветвистоусых возрастало (см. табл. 47). Основу численности и биомассы составляли крупные виды кладоцер: *Daphnia longispina*, *D. pulex*, *Simocephalus vetulus*, *Eurycercus lamellatus* и др.

Абсолютные величины численности и биомассы зоопланктона имеют достаточно широкий размах межгодовых колебаний и зависимы от многих факторов, в том числе от характера истока реки, морфометрии и очередности прудов в каскаде, посещаемо-

сти бобрами, особенностей года и пр. Поэтому для анализа взяли средние величины данных за вегетационный сезон 1993 г., когда одновременно были изучены все категории участков. В дальнейшем фоновые участки были преобразованы бобрами в пруды и не могли служить контролем. В бобровых прудах по мере их старения и снижения проточности наблюдали достоверное увеличение численности и биомассы зоопланктона (см. табл. 47).

На первых этапах эксплуатации в проточных прудах отмечена тенденция к увеличению числа видов по сравнению с контрольными участками рек (см. табл. 47), но с увеличением времени жизни пруда и уменьшением проточности зарегистрировано снижение видового разнообразия. Аналогичные изменения зафиксированы и по индексу видового разнообразия Шеннона, хотя в зарастающих макрофитами прудах его величины оставались высокими, что было отмечено и в рыбоводных зарастающих прудах (Камлюк, 1992) (см. табл. 47).

По величине индекса трофности на начальном этапе существования прудов отмечена тенденция изменения вод с мезотрофных до эвтрофных, а с течением времени вновь снижение до мезотрофных (см. табл. 47). Следовательно, происходила стабилизация процесса изменения трофности за счет развития кладоцер, а не коловраток, как это характерно для участков рек и озер, испытывающих антропогенное эвтрофирование.

Особенностью изменений видового состава зоопланктона бобровых прудов выступает стабилизация изменений на ранних и средних стадиях сукцессии по сравнению с зоопланктоном при антропогенном эвтрофировании озер и малых водотоков (табл. 48). Зоопланктон бобровых прудов имеет сходство с таковым в зонах контакта речных и водохранилищных вод в устьевых областях малых рек, в которых, как это отмечалось ранее (разделы 6.1.6 и 7.1.5), зарегистрированы большие значения его количественного обилия, независимо от сезона и степени антропогенной нагрузки (Крылов, 1996 б, 2001).

Под влиянием жизнедеятельности бобров меняется и трофическая структура зоопланктона. В прудах по мере старения и снижения проточности величина $N_{Cladocera}/N_{Cyclopoida}$ возрастала с 0.4 на контрольных участках до 18.5 в слабопроточных прудах и до 15.3 в непроточных прудах, заросших макрофитами (см. табл. 47).

Известно, что на начальных этапах антропогенного эвтрофирования повышается обилие первичных фильтраторов и вертикаторов, питающихся в водной толще, а на более поздних этапах увеличивается доля организмов, добывающих пищу на дне (Чуйков, 1995). В бобровых прудах уже в первый год существования и

Таблица 48

Признаки антропогенного и зоогенного эвтрофирования озер, прудов и рек

Характеристика структурной организации зоопланктона	При антропогенном эвтрофировании озер (Андрионикова, 1996)	При антропогенном эвтрофировании прудов (Брагинский, 1957; Молотков, Смирский, 1975)	При антропогенном эвтрофировании рек (Крылов, 1996 б; 2001; 2002 а, б)	При жизнедеятельности бобров
Видовое разнообразие (H_N, H_B)	Снижается	Снижается	Снижается	Снижается (за исключением прудов, зарастающих макрофитами)
Развитие видов-индикаторов	Массовое	Массовое	Массовое	Отсутствует (кроме периодов с нарушением па-водкового режима)
Число доминирующих видов	Уменьшается	Уменьшается	Уменьшается	
$N_{\text{Cladocera}}/N_{\text{Cyclopoida}}$	Увеличивается	Снижается при увеличении сроков эксплуатации	Увеличивается до стадии угнетения; в дальнейшем снижается	Увеличивается
Численность	Увеличивается		Увеличивается до стадии угнетения; в дальнейшем снижается	"
Биомасса	Увеличивается до гиперэвтрофной стадии; в дальнейшем снижается	Увеличивается до гиперэвтрофной стадии; в дальнейшем снижается	Увеличивается до промежуточной стадии; в дальнейшем снижается	"
Трофическая структура	Увеличивается доля первичных и вторичных фильтраторов	Доля первичных фильтраторов увеличивается в течение короткого промежутка времени; в дальнейшем увеличивается доля хищников	Доля первичных фильтраторов увеличивается до промежуточной стадии; в дальнейшем снижается	Увеличивается доля первичных фильтраторов

Таблица 49

Соотношение экологических групп зоопланктона (% от общей численности)

Экогруппы	Контроль	Проточный пруд 1-го года	Проточный пруд 4-го года	Слабопроточный пруд	Слабопроточный пруд с зарослями макрофитов
Плавание / вертикация, первичная фильтрация	18.5±5.0	39.0±6.1	50.3±4.8	66.2±3.2	29.9±4.2
Плавание / фильтрация + захват, всасывание	2.8±0.5	23.5±3.2	22.6±2.5	11.7±1.8	3.0±0.4
Плавание / хищники	3.0±0.3	0.2±0.1	0.3±0.1	1.2±0.2	0.5±0.3
Всего плавающих форм	24.3	62.7	73.2	79.1	33.4
Плавание + ползание / вертикация и всасывание	13.6±0.9	0.5±0.07	0.1±0.01	0.01±0.02	0.5±0.04
Ползание + плавание / вторичная фильтрация	9.4±0.8	21.7±1.1	10.7±0.8	4.5±0.4	15.2±1.0
Ползание + плавание / собиратели фито-, детритофаги, собиратели эврифаги	4.0±0.03	0.1±0.01	0.1±0.01	0.5±0.05	0.1±0.01
Ползание + плавание / хищники	0.2±0.02	0.1±0.01	0.1±0.01	0.1±0.01	0.1±0.01
Всего ползающе-плавающих форм	27.2	22.4	11	5.11	15.9
Плавание + прикрепление к субстрату / первичная фильтрация	0.6±0.08	2.0±1.0	3.8±2.2	4.7±1.3	31.3±2.1
Прикрепление к субстрату + плавание / вертикация	0.1±0.008	0.01±0.006	0.008±0.0002	0.1±0.005	0.1±0.006
Всего прикрепленных форм	0.7	2.01	3.808	4.8	31.4

по мере старения и снижения проточности заметно увеличивалась доля фильтраторов и вертикаторов, питающихся в толще воды (табл. 49).

Увеличение обилия этой группы на начальном этапе существования пруда могло быть вызвано повышением содержания органического детрита, возникающего при бактериальном разложении затопленной прудами лесной подстилки, что отмечалось и в других исследованиях (Nummi, 1989).

По этой же причине в первый год формирования прудов увеличивалась и доля организмов, способных добывать пищу с субстрата (вторичных фильтраторов, собирателей фито- детритофагов и эврифагов, вертикаторов). По мере старения прудов происходило снижение их доли, что может быть следствием обильного развития плавающих первичных фильтраторов, представленными видами крупных *Daphniidae*. Известно, что интенсивная фильтрация крупных кладоцер эффективно перемещает частицы в водной толще и снижает интенсивность оседания пищи необходимой для животных, ведущих придонный образ жизни (Korinek et al., 1987; Nummi, 1989).

Влияние жизнедеятельности бобров, в том числе и вызываемое ими эвтрофирование, на некоторых прудах проявляется в обильном развитии макрофитов, вследствие чего возрастала доля фитофильных первичных фильтраторов, способных вести плавающий и прикрепленный к субстрату образ жизни. Также увеличивалась доля организмов, добывающих пищу с субстрата, благодаря большому количеству детрита из-за разлагающихся растений (см. табл. 49).

Уровень развития плавающих первичных фильтраторов и вертикаторов выступает своего рода индикатором состояния качества среды, сезонной сукцессии зоопланктона малых рек и показателем реакции зоопланктона на избыточное поступление органических и биогенных веществ на различных стадиях антропогенного эвтрофирования (разделы 7.1.4; 7.1.5) (Крылов, 1996 б, 2001, 2002 а, б).

Сезонная сукцессия трофической структуры зоопланктона в бобровых прудах имела наибольшее сходство с зоопланктоном устьевых областей малых рек (рис. 33), в которых наличие краевого эффекта позволяет характеризовать их как экотоны (разделы 6.1.6; 7.1.5). В бобровых прудах, так же как и в этих зонах на протяжении всего вегетационного периода преобладают первичные фильтраторы и вертикаторы, добывающие пищу в толще воды (см. табл. 48), причем, как отмечалось выше, их доля возрастает по мере увеличения сроков жизни и снижения проточности

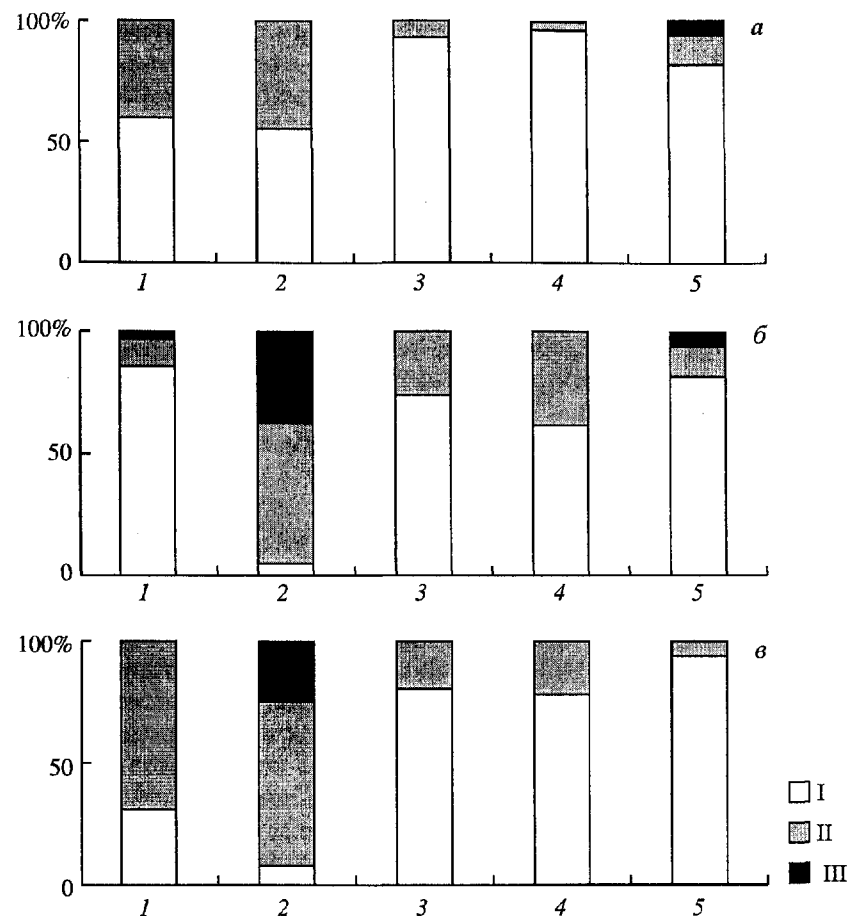


Рис. 33. Соотношение экологических групп на различных биотопах малых рек

1 – фоновые участки; 2 – загрязняемые участки; 3 – фоновые экотоны; 4 – загрязняемые экотоны; 5 – участки, испытывающие зоогенное влияние. I – плавающие организмы, добывающие пищу в толще воды; II – плавающе-ползающие и ползающе-плавающие организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата; III – прикрепленно-плавающие организмы. а – весной, б – летом, в – осенью

прудов. Кроме этого, высокие показатели количественного обилия зоопланктона в течение всего вегетационного периода также очень сходно с экотонами в устьевых областях малых рек.

Следовательно, строительная деятельность бобров способствует образованию в речной системе биотопов экотонного типа, в которых развиваются комплексы планктонных беспозвоночных, характеризующиеся рядом черт сходства и отличий с зоопланк-

тоном при антропогенном эвтрофировании озер, прудов и рек (см. табл. 48).

В бобровых прудах, как при антропогенном эвтрофировании озер и рек, наблюдается снижение видового разнообразия планктонных беспозвоночных, однако в отличие от реакции на антропогенное влияние в зоопланктоне увеличивается доля *Cladocera*. При эвтрофировании озер и прудов массового развития наряду с ветвистоусыми достигают *Rotatoria*, а при эвтрофировании речных участков наряду с коловратками развиваются *Cyclopoida* (Брагинский, 1957; Андроникова, 1996; Крылов, 2002 б).

Доминирование представителей крупных кладоцер – отличительная черта эвтрофирования в бобровых прудах, тогда как в озерах (Андроникова, 1996) и удобряемых прудах (Брагинский, 1957) они быстро сменяются мелкими формами. Кроме этого, как в течение вегетационного сезона, так и в многолетнем ряду в бобровых прудах отмечены высокие численности и биомассы, что характерно для зоопланктона экотонов.

И в бобровых прудах, и в экотонах зон контакта речных и водохранилищных вод в течение всего периода открытой воды остается большой доля организмов, добывающих пищу в толще воды за счет развития первичных фильтраторов и вертикаторов. В отличие от антропогенного эвтрофирования не регистрируется высокого обилия планктеров, добывающих пищу с поверхности субстрата – хищников, фито- детритофагов и эврифагов, вторичных фильтраторов, плавающих хищников, а также прикрепленных к субстрату и способных к плаванию вертикаторов. В бобровых прудах не развиваются виды-индикаторы высокой степени органической нагрузки.

Таким образом, по показателям видового состава и трофической структуры зоопланктона бобровые пруды – это экотоны, для которых характерно поддержание системы на ранней или средней сукцессионной стадии, в отличие от зоопланктона рек, озер и прудов при антропогенном эвтрофировании. Зоопланктон под влиянием строительной деятельности бобров кардинально трансформируется, приобретая характерные для эвтрофируемых вод черты, стабилизирующиеся на ранних и средних стадиях.

Как было отмечено выше, эвтрофированием признается процесс увеличения первичного продуцирования в водном объекте. Показано, что зоопланктон стимулирует рост водорослей, превышающих 25 мкм и нанопланктонных видов, что обусловлено наличием в его метаболитах лимитирующих биогенных элементов (Lampert et al., 1986; Елизарова, 2001). Экскреция фосфора зоопланктоном в дополнение к действию фосфатазы рассматрива-

ется как главный механизм регенерации этого элемента. Зоопланктеры увеличивают также доступность для водорослей железа, растворяя его в процессе пищеварения и экстрагируя хелаты (Елизарова, 2001). Следовательно, высокое количественное обилие зоопланктона влияет и на первичных продуцентов, что лишний раз подтверждает вывод об эвтрофировании участков рек, преобразованных бобрами.

Остается малоизученным вопрос об изменениях зоопланктона в условиях антропогенного зарегулирования малых рек. К сожалению, постоянных исследований по этому вопросу провести не удалось, но тенденции изменений можно проследить на примере сравнительного анализа количественного обилия, разнообразия и трофической структуры зоопланктона различных прудов в летний сезон. В 2001–2003 гг. были изучены зарегулированный участок заповедной р. Куекши (Костромская обл., Островский р-н) ($n = 9$), в 1993–1994 гг. антропогенно загрязняемый аналогичный участок р. Талки (г. Иваново) ($n = 6$) и в 1993–1995 гг. бобровый пруд р. Ветки (ДГЗ) ($n = 10$).

Меньшие биомасса и число видов зоопланктона были зарегистрированы на зарегулированных человеком участках рек, причем минимальные величины отмечены в загрязняемом пруду р. Талки (табл. 50). По численности первенствовали бобровый и антропогенный пруд на заповедной территории. В зоопланктоне загрязняемого пруда отмечено достоверно более высокое относительное обилие коловраток и низкая доля кладоцер.

Максимальная выравненность зоопланктона зафиксирована на заповедной территории – на зарегулированном участке р. Куекши. Различались и комплексы доминирующих видов.

Так, в бобровом пруду по численности и биомассе преобладали *Daphnia longispina*, *Simocephalus vetulus*, *Polyphemus pediculus*; в пруду р. Куекши по численности доминировали *Keratella quadrata*, *Euchlanis dilatata*, науплиусы и копеподиты циклопов, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia megops*, по биомассе – науплиусы и копеподиты циклопов, *Bosmina longirostris*, *Eucyclops serrulatus*; в загрязняемом пруду р. Талки и по численности и по биомассе первенствовали коловратки рода *Brachionus*, *Rotaria rotatoria*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Synchaeta pectinata*.

В трофической структуре зоопланктона антропогенно созданных прудов зарегистрировано достоверно более низкое обилие организмов, добывающих пищу в толще воды (см. табл. 50). Однако минимальная доля этих животных отмечена в зоопланктоне загрязняемого пруда р. Талки, за счет доминирования питающихся на поверхности субстрата организмов. Обилие прикреп-

Таблица 50

**Количественное обилие и трофическая структура зоопланктона
зарегулированных участков рек**

Показатель	Река	Значение
Число видов	Кукша	12±3
	Ветка	13±2
	Талка	8.0±2
Численность, тыс.экз/м ³	Кукша	94.4±92.1
	Ветка	131.7±43.7
	Талка	6.2±5.1
	Кукша	23.9±19.1
	Ветка	3.3±1.7
	Талка	75.1±15.2
Относительное обилие по численности, %	Кукша	36.8±14.6
	Ветка	18.9±13.7
	Талка	13.4±8.8
	Кукша	39.3±33.4
	Ветка	77.8±15.5
	Талка	3.2±2.7
Биомасса, г/м ³	Кукша	3.4±2.8
	Ветка	47.8±23.4
	Талка	0.1±0.097
	Кукша	11.5±9.4
	Ветка	0.007±0.005
	Талка	23.30±4.8
Относительное обилие по биомассе, %	Кукша	25.25±20.4
	Ветка	1.70±1.5
	Талка	58.3±18.2
	Кукша	63.2±46.9
	Ветка	98.3±1.7
	Талка	6.7±5.6
Индекс Шеннона	Кукша	2.35±0.35
	Ветка	1.44±0.32
	Талка	0.50±0.39
	Кукша	1.75±0.71
	Ветка	0.78±0.21
	Талка	0.90±0.30
Относительное обилие организмов, добывающих пищу в толще воды, %	Кукша	25.68±15.8
	Ветка	63.24±9.9
	Талка	9.10±4.7
Относительное обилие организмов, добывающих пищу с поверхности субстрата, %	Кукша	32.83±25.1
	Ветка	7.04±5.0
	Талка	75.80±15.3
Относительное обилие прикреплено-плавающих организмов, %	Кукша	0.25±0.5
	Ветка	6.24±6.9
	Талка	14.20±6.0

лено-плавающих организмов в бобровом и загрязняемом пруду не имело достоверных отличий, однако в бобровом пруду их основу составляли фитофильные виды первичных фильтраторов: *Simocephalus vetulus*, *Scapholeberis mucronata*, в то время как при загрязнении – вертикаторы: представители р. *Rotaria*.

В целом при зарегулировании рек человеком наблюдается увеличение численности зоопланктеров. При этом биомасса животных не возрастает до величин, наблюдаемых в бобровых прудах, в которых основу сообществ составляют крупные виды ветвистоусых, благодаря не только изменению гидрологического режима, но и продуктам метаболизма бобров (это будет показано в разделе 7.3.1).

В антропогенно созданном пруду доминируют ювенильные стадии веслоногих и мелкие виды ветвистоусых, характерные для эвтрофных вод. В загрязняемых антропогенных прудах количественное обилие зоопланктона имеет минимальные величины, а в трофической структуре преобладают организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата за счет видов-индикаторов высокой степени органической нагрузки.

Следовательно, зоопланктон бобровых прудов по сравнению с антропогенно созданными прудами имеет практически те же отличия, которые были выявлены при сравнении с фоновыми и с загрязняемыми участками рек.

Данные, полученные при изучении зоопланктона малых рек в условиях влияния жизнедеятельности бобров, позволяют говорить о понятии *зоогенное эвтрофирование*. Появление этого термина требует, по всей видимости, дополнительного обсуждения и обоснования. Как известно, до настоящего времени выделялось два типа эвтрофирования – естественное и антропогенное. Человек – неотъемлемая часть живой природы, и широкий спектр его деятельности – составляющая естественных процессов увеличения трофности водных объектов, однако по некоторым признакам (масштабам воздействия и увеличению скорости процессов эвтрофирования) деятельность человека выделена в отдельный тип эвтрофирования.

Жизнедеятельность бобров (как и других ключевых видов животных) также является неотъемлемой частью естественных процессов. Но, принимая во внимание весьма мощное и масштабное расселение бобров в регионах России и других государств, а также специфичные по сравнению с антропогенным влиянием черты реакции сообществ, увеличение скорости эвтрофирования под влиянием их жизнедеятельности, необходимо ввести понятие *зоогенного эвтрофирования*.

Возникает закономерный вопрос: считать ли зоогенным эвтрофированием влияние продуктов жизнедеятельности крупного рогатого скота, поступающих с ферм или пастбищ? С нашей точки зрения – нет. Это антропогенное эвтрофирование, так как численность этих животных и нагрузка на экосистему определяется и контролируется человеком, хотя не исключено, что природные сообщества копытных (например, бегемоты в водотоках и водоемах Африки или стада антилоп) могут вызывать эвтрофирующий эффект. И это случай зоогенного эвтрофирования. Необходимо отметить, что зоогенное влияние имеет некий импульсно-стабилизированный характер – переложный тип поселений бобров, кочевки копытных, перелет птиц (например, бакланов) на зимовку.

В результате анализа всех проведенных исследований нами частично показана значимость деятельности бобров в экологии речных систем. В прикладном аспекте это важно для природоохранных и других организаций при формировании их отношения к проблеме массового расселения бобра на малых реках.

На протяжении 300 лет наши реки при своем развитии были лишены воздействия важного системообразующего фактора – строительной деятельности бобров. Был ли ранее этот фактор массовым, преобразующим не отдельные участки водотоков, а реки целиком?

С нашей точки зрения бобрами ранее осваивались лишь отдельные участки рек, нарушенные деятельностью человека (в частности вырубки коренных хвойных прибрежных лесов вблизи поселений). В настоящее время нерубленных участков фактически не осталось. Прибрежные полосы из ивовых и ольховых кустарников обеспечивают бобра пищей и необходимым строительным материалом. Выдвинуть такие предположения нам позволяют наблюдения на реках Костромской обл. в районе Кологривских лесов (Дгебуадзе, 2000). Там, где начинаются участки нерубленного хвойного леса, бобровые поселения исчезают, а река состоит из классически типичных закрытых пологом леса участков с песчано-каменистым дном и реофильной фауной.

Кроме этого, ушел в прошлое еще один важный фактор регулирования численности бобра – культура охоты на это животное. С одной стороны причина этого кроется в строгом запрете и охране бобров на протяжении почти всего XX века, с другой – в том, что цена на пушнину упала, тогда как выделка шкурок достаточно трудоемкий и длительный процесс. По словам охотоведов Тверской обл. (Осташковский район) в год вы-

дается не менее 50 лицензий на отстрел бобров, но реально реализуется не более 20. Все это способствовало и способствуют столь масштабной экспансии бобров на малых реках бассейна Верхней Волги.

При всяких рассуждениях о положительной или отрицательной роли отдельных видов животных или растений в жизни природных экосистем и человека трудно найти объективные критерии. Однако в отношении бобров вполне определенно можно сказать, что создание ими на малых водотоках биотопов экотонного типа в антропогенно нарушенных местообитаниях способствует интенсификации процессов биологического самоочищения за счет массового развития крупных видов кладоцер. При этом их жизнедеятельность приводит к трансформации реофильных биоценозов, исчезновению редких видов фауны и флоры, способных сохраниться только в малых реках, так как в бассейнах крупных речных систем они уже исчезли после создания каскадов водохранилищ. Кроме этого, бобровые плотины являются механическим препятствием при весеннем нересте рыб. Безусловно, требуется комплексная оценка последствий жизнедеятельности этих животных и выработка четкой политики в отношении регулирования их численности, а также создание природных заповедников “безбобровых” малых рек для сохранения разнообразия реофильных гидробионтов.

7.3. ЗООПЛАНКТОН МАЛЫХ РЕК В УСЛОВИЯХ ВЛИЯНИЯ КОМПЛЕКСА ФАКТОРОВ

Отдельные участки и водоток в целом испытывают, как правило, влияние комплекса факторов, в том числе одновременно таких мощных, как естественногидрологические, антропогенные и зоогенные.

7.3.1. Зоопланктон загрязненных участков малой реки в условиях изменения проточности после поселения бобров и климатических особенностей вегетационного периода

Жизнедеятельность бобров обладает мощным средообразующим эффектом, который не может не сказываться на качестве среды обитания прибрежно-водных биоценозов. В научной литературе указывалось на перспективность использова-

ния бобра в рекультивации площадей торфяников и песчаных карьеров, восстановлении и поддержании плотности популяций исчезающих и редких видов растений из числа гигрофитов (Hyltgren, 1992).

Малые реки интенсивно вовлекаются в хозяйственную деятельность человека. Их гидрологический, гидрохимический и гидробиологический режимы вследствие малой инерции быстро реагируют на антропогенные воздействия и зависят от них. Поэтому наиболее важными можно признать исследования процесса очищения загрязненных малых рек в результате деятельности бобров (Фадеев, 1976; Brayton, 1984; Bereszynski, 1991). Анализ 58 проб воды, отобранных выше и ниже бобровой плотины на малой реке в Латвии, показал десятикратное увеличение скорости ее самоочищения. При этом бобровый пруд играл роль седиментационного пруда-отстойника (Балодис, Цимдинь, 1980, 1981). Гидрологический режим малых рек и реакция гидробионтов на его колебания изменяются с некоторой закономерной периодичностью. Но случаются вегетационные периоды с режимом проточности, явно выходящим за рамки средних колебаний. Большую часть сезона вода в реках почти стоит, а некоторые малые водотоки, не имеющие подземного питания, полностью пересыхают. Чаще всего это связано с сокращением атмосферных осадков и высокой температурой воздуха.

Были изучены два участка р. Латки: ст. 6, находящаяся в месте непосредственного контакта сточных вод сыродельного завода с речными водами; ст. 7 – ниже на 2.5 км от места сброса сточных вод (см. рис. 13). В 1990–1994 гг. гидрохимические наблюдения проводили дважды в месяц, в 1999–2001 гг. – ежемесячно. Токсикологические исследования были проведены в 2000 и 2001 гг. Пробы зоопланктона отбирали с мая по октябрь 2–4 раза в месяц в 1990–1994 и 1999–2001 гг. Всего было проанализировано 180 проб зоопланктона. Гидрологическое описание участка, где происходит непосредственный контакт сточных и речных вод в 1990–1994 гг. приведено в разделе 7.1.2. В 1999 г. на 500 м выше сброса стоков бобры соорудили плотину. Кроме этого, в 1999 г. наблюдалось увеличение температуры воздуха и резкое снижение количества атмосферных осадков, отличающееся как от периода начала 1990-х годов, так и от среднемноголетних величин (рис. 34) (Крылов, 2002 а).

Благодаря этому скорость течения снизилась в среднем до 0.09 м/с (табл. 51). В 2000 г. скорость течения составила 0.14 м/с, что выше, чем в 1999 г., но ниже, чем в начальный период исследований. Даже в моменты дождевых паводков максимальные

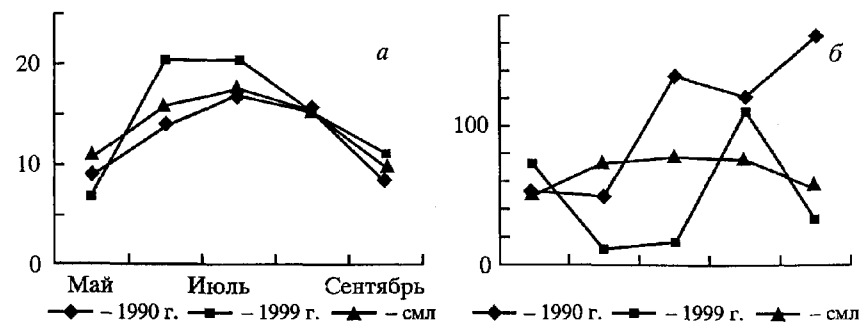


Рис. 34. Среднемесячные температуры воздуха (а) и атмосферных осадков (б) в 1990, 1999 гг. и среднемноголетние величины (смл) (данные предоставлены метеостанцией ДГЗ)

скорости не превышали 0.28 м/с, в то время как в первой половине 1990-х годов в отдельные сезоны она достигала 0.35 м/с. В 2001 г. после сооружения бобрами еще одной плотины на 10 м выше сброса стоков и каскада трех плотин на участке 2.5 км ниже стоков, место контакта сточных и речных вод оказалось в подпоре, и средняя скорость течения была 0.07 м/с. Наибольшие скорости течения были отмечены в начале весны и осенью. В целом сооружение бобрами плотин выше и ниже стока вызвало

Таблица 51

Основные физико-химические характеристики воды исследованных участков р. Латки

Показатель	Год	Номер станции	
		6	7
Скорость течения, м/с	1990–1994	0.16 (0.06–0.35)*	0.14 (0.03–0.32)
	1999	0.09 (0.02–0.19)	0.08 (0.02–0.12)
	2000	0.14 (0.05–0.28)	0.11 (0.02–0.21)
	2001	0.07 (0.02–0.17)	0.003 (0–0.06)
O ₂ , мг/л	1990–1994	5.48 (1.3–8.92)	4.85 (0.5–8.0)
	1999	4.24 (1.99–8.67)	5.10 (2.99–7.82)
	2000	4.08 (1.97–6.31)	5.51 (3.00–7.46)
	2001	4.90 (2.8–8.10)	2.35 (0.87–3.23)
БПК ₅ , мг O ₂ /л	1990–1994	10.67 (3.52–55.3)	2.43 (2.1–25.2)
	1999	108 (25–200)	3.18 (1.60–5.07)
	2000	38.7 (10.1–78)	1.70 (1.9–3.2)
	2001	38.7 (6.3–70)	8.3 (1.52–25)

*В скобках минимальные и максимальные значения.

Таблица 52

Показатели опытов по определению хронической токсичности воды р. Латки

Станция	Плодовитость цериодафний
2000 г.	
6	6.07±1.28
7	11.4±0.82
Контроль	12.6±0.91
2001 г.	
6	8.27±0.76
7	15.3±1.16
Контроль	13.74±0.59

В то же время отмечено значительное возрастание БПК₅, особенно в 1999 г. (108 мгО₂/л), вызванное крайне низкими значениями водного стока. В 2000 и 2001 гг. величина этого показателя была заметно ниже и составляла в среднем 38.7 мгО₂/л.

Влияние стоков вызывало хроническую токсичность воды, что особенно ярко проявлялось в периоды летней межени. Средняя плодовитость цериодафний в целом за вегетационный период была достоверно меньше, чем в контроле. Однако в 2001 г., после сооружения бобрами двух плотин, она была достоверно выше, чем в 2000 г. (табл. 52).

Максимальная численность, наблюдавшаяся в послепаводковые периоды – в среднем через неделю после дождевых паводков, т.е. после механического сноса загрязняющих веществ, составляла всего 3.4 тыс. экз/м³, биомасса – 0.07 г/м³. Основная доля принадлежала эвритопному виду собирателю-эврифагу *Euscyclops serrulatus*, который способен переносить почти полное отсутствие кислорода.

Численность и биомасса зоопланктона с начала и до середины 1990-х годов в среднем за вегетационный период составляли 1.1 тыс. экз/м³ и 0.02 г/м³ соответственно (табл. 53). В меженные периоды происходило снижение численности и биомассы до 0.2 тыс. экз/м³ и 0.001 г/м³. Доминировали веслоногие ракообразные (*E. serrulatus*) и (или) коловратки (представители родов *Rotaria*, *Brachionus*).

В течение вегетационного периода отмечено 13 видов зоо-

снижение скорости течения более чем в два раза.

Сброс стоков оказывал влияние на гидрохимические характеристики речной воды. В первой половине 1990-х годов содержание кислорода в среднем составляло 5.5 мг/л, при этом критические для гидробионтов величины (1.3 мг/л) зарегистрированы в период летней межени (табл. 51). По средним показателям БПК₅ вода на этом участке характеризовалась, как *очень грязная*, а весной и осенью была *умеренно-загрязненной*.

В 1999–2001 гг. содержание растворенного кислорода в среднем было на 1 мг/л меньше, чем в первой по-

Таблица 53

Средние величины количественного обилия зоопланктона исследованных участков реки

Показатель	Таксоны	Год	Станция, №	
			6	7
Численность	Rotatoria, %	1990–1994	21.3 (0–100)*	87.0 (0–100)
		1999	30.9 (0–96.0)	25.7 (3–41.4)
		2000	23.3 (0–94.1)	40.3 (2.9–98.4)
		2001	5.1 (0–21.5)	4.2 (1.6–97.1)
	Copepoda, %	1990–1994	72.7 (0–93.0)	11.4 (2.5–100)
		1999	62.5 (3.8–100)	47.7 (3.0–100)
		2000	72.2 (8.9–100)	45.5 (2.9–98.4)
		2001	80.7 (33.3–95.3)	62.5 (5.1–96.0)
	Cladocera, %	1990–1994	6.0 (0–10.0)	1.6 (0–7.8)
		1999	6.7 (0–40.0)	26.5 (0–81.8)
		2000	5.1 (0–25.0)	14.1 (0–38.1)
		2001	14.1 (0.5–66.7)	33.2 (1.3–93.8)
Биомасса	Всего, тыс.экз/м ³	1990–1994	1.14 (0.4–3.4)	12.7 (0.16–47.3)
		1999	12.60 (0.2–67.2)	2.3 (0.6–7.5)
		2000	1.39 (0.5–2.5)	10.2 (1.3–17.5)
		2001	4.52 (1.2–3.8)	27.3 (0.9–113.5)
	Rotatoria, %	1990–1994	20.9 (0–100)	6.2 (0–24.3)
		1999	9.7 (0–43.7)	8.1 (0–45.2)
		2000	17.2 (0–84.0)	9.0 (0.2–36.1)
		2001	0.6 (0.0002–3.4)	0.3 (0.00004–1.1)
	Copepoda, %	1990–1994	76.1 (0–96.4)	92.8 (0.3–100)
		1999	76.1 (0.9–100)	46.2 (0.2–99.5)
		2000	63.3 (2.6–100)	60.3 (0.9–99.8)
		2001	70.4 (0.7–97.5)	36.6 (0.4–90.9)
	Cladocera, %	1990–1994	3.1 (0–7.1)	1.0 (0–2.8)
		1999	21.8 (0–99.1)	45.6 (0–99.7)
		2000	19.4 (0–97.2)	30.6 (1.5–95.3)
		2001	19.0 (0.05–99.3)	63.1 (8.0–99.6)
	Всего, г/м ³	1990–1994	0.02 (0.001–0.07)	0.43 (0.001–1.4)
		1999	0.04 (0.0005–0.06)	0.11 (0.01–0.4)
		2000	0.04 (0.004–0.1)	0.29 (0.004–1.1)
		2001	0.3 (0.005–0.8)	9.0 (0.05–43.6)

*В скобках минимальные и максимальные значения.

планктеров: 7 коловраток, 3 веслоногих и 3 ветвистоусых ракообразных (табл. 54). Некоторые элементы видового состава зоопланктона – высокое обилие коловраток как по численности, так и по биомассе, низкие величины индексов видового разнообразия, доминирование индикаторов высокой степени органической

Таблица 54

Виды, отмеченные на станции смешения сточных и природных вод

Вид	1990–1994 гг.	1999 г.	2000 г.	2001 г.
<i>Polyarthra dolichoptera</i>				+
<i>P. vulgaris</i>				+
<i>Synchaeta pectinata</i>			+	+
<i>Trichocerca cylindrica</i>	+	+	+	+
<i>Keratella quadrata</i>	+			
<i>K. testudo</i>		+		
<i>K. cochlearis</i>				
<i>Brachionus angularis</i>	+	+		
<i>B. calyciflorus</i>	+	+		
<i>Euchlanis dilatata</i>	+	+	+	+
<i>E. incisa</i>		+	+	
<i>E. deflexa</i>				+
<i>Lecane luna</i>		+		
<i>Trichotria pocillum</i>	+	+		
<i>Mytilina mucronata</i>	+			
<i>Rotaria rotatoria</i>	+	+	+	
<i>R. neptunia</i>	+	+	+	
<i>Notholca acuminata</i>	+	+		+
<i>Filinia longiseta</i>		+		
<i>Eucyclops serrulatus</i>	+	+	+	+
<i>Macrocyclus albidus</i>	+			+
<i>Acanthocyclops viridis</i>	+	+	+	+
<i>Acroperus harpae</i>	+			+
<i>Alona rectangula</i>		+		
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	+	+	+
<i>C. gibbus</i>				+
<i>Pleuroxus striatus</i>				+
<i>Daphnia longispina</i>		+	+	+
<i>D. pulex</i>		+	+	+
<i>Ceriodaphnia affinis</i>	+	+		
<i>Bosmina longirostris</i>	+			

нагрузки (*Brachionus angularis*, *B. calyciflorus*, *Rotaria rotatoria*, *R. neptunia*) указывали на высокую степень органической нагрузки (табл. 53, 55).

За вегетационный период 1999 г., вследствие аномально высоких температур воздуха и отсутствия атмосферных осадков было отмечено более высокие величины количественного обилия зоопланктеров. Численность составляла в среднем 12.6 тыс. экз/м³, биомасса – 0.04 г/м³ (см. табл. 53).

Максимальное количество зоопланктона зарегистрировано также после паводков. Основу численности составляли Cyclopoida при устойчивом доминировании *Eucyclops serrulatus*,

Таблица 55

Видовое разнообразие зоопланктона исследованных участков реки

Индекс Шеннона	Год	Станция, №	
		6	7
H_N	1990	1.4 (1.6–2.2)	0.9 (0.2–2.0)
	1999	1.1 (0.3–2.2)	1.6 (0.4–2.2)
	2000	1.3 (0.4–2.1)	1.0 (0.2–1.8)
	2001	1.8 (0.6–2.6)	1.9 (0.9–2.7)
H_B	1990	1.1 (0.2–1.5)	0.9 (0.03–1.8)
	1999	0.9 (0.1–1.9)	1.2 (0.5–1.5)
	2000	0.7 (0.2–1.0)	1.0 (0.8–1.3)
	2001	1.6 (0.1–2.5)	1.5 (0.9–2.3)

*В скобках минимальные и максимальные значения.

кроме весеннего сезона и середины лета, когда преобладали коловратки *Euchlanis dilatata*, *E. incisa*, *Rotaria rotatoria*.

В биомассе, особенно в отдельные моменты, связанные с увеличением стока после весеннего и осеннего дождей паводков, возрастало обилие ветвистоусых ракообразных: в среднем до 21.2% за счет развития *Daphnia pulex*, что происходило вследствие их вымывания из расположенного выше бобрового пруда.

Среди экологических групп, как и в первой половине 1990-х годов, доминировали науплиусы и копеподиты веслоногих (56.7%), однако сокращалась доля организмов, добывающих пищу с поверхности субстрата (14.0%) при увеличении доли зоопланктеров, питающихся в толще воды (23.6%). Количество видов, зафиксированных в течение всего вегетационного периода, возрастало до 20: 11 коловраток, 4 веслоногих и 5 ветвистоусых ракообразных (см. табл. 54).

В 2000 г. средняя численность зоопланктона и соотношение таксономических групп оставались на уровне первой половины 1990-х гг. (см. табл. 53). Среди доминирующих видов отмечены *Euchlanis incisa*, *Eucyclops serrulatus*, *Brachionus angularis*. Средняя биомасса, как и в 1999 г., составляла 0.04 г/м³, но лишь за счет *D. pulex*, проникшей сюда в августе после дождевого паводка из расположенного выше бобрового пруда. В трофической структуре по-прежнему преобладали смешанная по способам питания и передвижения группа науплиусов и копеподитов веслоногих (60.0%), а также организмы, добывающие пищу в толще воды (20.7%). Зарегистрировано минимальное число видов (10), отме-

Виды, отмеченные на станции в 2.5 км ниже источника загрязнения

Вид	1990–1994	1999 г.	2000 г.	2001 г.
<i>Polyarthra dolichoptera</i>				+
<i>Synchaeta pectinata</i>		+		+
<i>Keratella testudo gossei</i>		+		
<i>K.cochlearis</i>			+	+
<i>Brachionus rubens</i>				+
<i>B.calyciflorus</i>				+
<i>Euchlanis dilatata</i>	+	+	+	+
<i>E. deflexa</i>		+		+
<i>Lecane bulla</i>	+			
<i>Mytilina mucronata</i>				+
<i>Rotaria rotatoria</i>	+	+	+	
<i>R.neptunia</i>	+	+		
<i>Platylas quadricornis</i>	+			+
<i>Testudinella patina</i>				+
<i>Asplanchna priodonta</i>	+			
<i>Eucyclops serrulatus</i>	+	+	+	+
<i>E.macrurus</i>				+
<i>Macrocyclus albidus</i>	+		+	+
<i>Acanthocyclops vernalis</i>	+	+	+	+
<i>Alona rectangula</i>	+			
<i>Chydorus sphaericus</i>	+	+	+	+
<i>Daphnia longispina</i>		+		+
<i>D.pulex</i>		+	+	+
<i>Ceriodaphnia affinis</i>	+	+	+	+
<i>Bosmina longirostris</i>		+		
<i>Simocephalus vetulus</i>		+		+

ченных за весь вегетационный период. Среди них 6 коловраток, 2 веслоногих и 2 ветвистоусых ракообразных (см. табл. 54).

Высокое обилие коловраток, как по численности, так и по биомассе, низкие индексы видового разнообразия – реакция зоопланктона на органическое загрязнение стоками сыроваренного завода (см. табл. 53, 54).

В 2001 г. численность и биомасса зоопланктона увеличились по сравнению с начальным периодом исследований в 4 и 15 раз по сравнению с 2000 г. – в 3.2 и 7.5 раз соответственно, по сравнению с 1999 г. увеличивалась только биомасса (в 7.5 раз). Основу зоопланктона составляли веслоногие ракообразные, однако заметно возрастала доля кладоцер: в общей численности в 2.1–2.8 раза, в общей биомассе в 1.3–9.3 раза (см. табл. 53). Кроме этого, если в предыдущие периоды исследований они отмечались всего 1–2 раза за вегетационный период, то в 2001 г. ветвистоусые ракообразные не были отмечены лишь ранней весной и в начале сентября. Т.е. можно говорить о развитии этой группы зоопланктеров непосредственно на данном участке реки.

В среднем за вегетационный период увеличивался средний индивидуальный вес кладоцер – с 0.009 мг в 1990–1994 гг. до 0.13 мг в 2001 г. Среди доминирующих видов отмечены *Daphnia pulex*, *D.longispina*, *Eucyclops serrulatus*, *Euchlanis dilatata*, но не обнаружено массового развития видов-индикаторов высокого уровня органического загрязнения.

Интенсификация фильтрации воды за счет увеличения обилия кладоцер и их индивидуальной массы способствовала увеличению выравниваемости зоопланктона. Число видов, отмеченных в течение вегетационного периода, возросло до 16, из них 7 коловраток, 3 веслоногих и 6 ветвистоусых ракообразных. Наряду с уменьшением обилия коловраток, все это служит свидетельством снижения отрицательного влияния сточных вод сыродельного завода (см. табл. 54, 55).

Гидрологическая характеристика участка реки, расположенного ниже источника загрязнения на 2.5 км в первой половине 1990-х гг. приведена в разделе 7.1.2. В условиях дефицита атмосферных осадков и после сооружения бобрами плотины выше сброса стоков в 1999 г., скорость течения снизилась в среднем до 0.08 м/с (см. табл. 51). В 2000 г. средняя величина скорости течения составила 0.11 м/с, что выше, чем в 1999 г., но ниже, чем в начальный период исследований. Даже в моменты паводков максимальные величины скорости течения не превышали 0.21 м/с, в то время как в первой половине 1990-х гг. в отдельные сезоны она достигала 0.3 м/с. В 2001 г., после сооружения бобрами каскада плотин,

в том числе и непосредственно на данном участке, средняя скорость течения упала до 0.03 м/с, а большую часть вегетационного периода зарегистрировать течение не было возможности.

Стоки сыродельного завода влияли на химические характеристики воды реки. В первой половине 1990-х гг. величины содержания кислорода в среднем составляли 4.85 мг/л, а в период летней межени – 0.5 мг/л (см. табл. 51). По средним показателям БПК₅ вода характеризовалась как умеренно-загрязненная. В 1999 и 2000 гг. содержание растворенного кислорода практически не отличалось от того, что было зарегистрировано в первой половине 1990-х гг. Со строительством плотины и образованием пруда в 2001 г. содержание кислорода снизилось в среднем в 2–2.5 раза, минимальные значения отмечены осенью. Резкое снижение проточности вследствие строительства бобрового пруда в 2001 г. вызывало увеличение БПК₅, максимальное зна-

чения которого (25 мгО₂/л) – зафиксировано в осенний период. Это, вероятно, обусловлено активным расходом кислорода на окисление органических веществ автохтонного и аллохтонного происхождения.

Опыты на *Ceriodaphnia affinis* в 2000 и 2001 гг. не выявили хронического токсического действия воды на данной станции, однако интересно что в 2001 г. при тестировании воды из образованного на этом участке реки бобрового пруда выявлено достоверное увеличение средней за вегетационный период плодовитости цериодафний по сравнению с показателями 2000 г. (см. табл. 52).

В первой половине 1990-х гг. численность зоопланктона была в среднем 12.7 тыс.экз/м³, преобладали коловратки (в среднем 87% от общей численности) при доминировании *Rotaria rotatoria*, *R. neptunia* (см. табл. 53). Средняя биомасса зоопланктона составляла 0.43 г/м³, доминировали *E. serrulatus*, *R. rotatoria*, *Euchlanis dilatata*, *Chydorus sphaericus*. Низкие величины индексов Шеннона и доминирование видов-индикаторов высокой степени органической нагрузки свидетельствовали о влиянии сточных вод сыроваренного завода (см. табл. 55). Всего было отмечено 12 видов: 6 коловраток, 3 веслоногих, 3 ветвистоусых ракообразных (табл. 56). В трофической структуре преобладали науплиусы и копепоиды веслоногих (54.1%), плавающе-ползающие и ползающе-плавающие организмы (22.2%), а также прикреплено-плавающие вертикаторы (22.7%).

В 1999 г. в условиях снижения расходов воды вследствие дефицита атмосферных осадков и строительства бобровой плотины выше сыроваренного завода происходило снижение средних величин численности и биомассы зоопланктона в 6 и 4 раза соответственно (см. табл. 53). Доминировали по численности *Euchlanis dilatata*, *Rotaria rotatoria* и *Eucyclops serrulatus*, по биомассе – *E. dilatata*, *E. serrulatus*, *Daphnia pulex*. Обилие коловраток снижалось до 25.7%, доля ветвистоусых ракообразных возрастала с 1.6 до 26.5% от общей численности и с 1.0 до 45.6% от общей биомассы (см. табл. 53). Это наряду с увеличением числа видов в течение всего вегетационного периода до 14 (6 *Rotatoria*, 3 *Copepoda*, 5 *Cladocera*) (см. табл. 56) свидетельствовало об уменьшении влияния стоков сыроваренного завода.

В 2000 г. средняя численность зоопланктона составляла 10.2 тыс. экз/м³, биомасса – 0.29 г/м³ (см. табл. 53). По сравнению с первой половиной 1990-х гг. сокращалась доля коловраток по численности и увеличивалось обилие ракообразных, а по сравнению с 1999 г., напротив, возрастало обилие коловраток и снижа-

лась доля ветвистоусых ракообразных. Т.е. сточные воды вновь оказывали большее влияние на видовой состав зоопланктона. Об увеличении степени органической нагрузки свидетельствует сокращение количества видов, встреченных за весь вегетационный период: всего было обнаружено 9 видов; среди них по три вида коловраток, веслоногих и ветвистоусых ракообразных (см. табл. 56). По численности доминировали *Keratella cochlearis*, *Euchlanis dilatata*, *Rotaria rotatoria*, *Eucyclops serrulatus*.

Биомасса зоопланктона характеризовалась значительным преобладанием *Cladocera*. По сравнению с начальным периодом исследований после появления бобровых прудов, служащих своего рода инкубаторами для крупных видов ветвистоусых ракообразных, их обилие увеличивалось в среднем в 29.5 раз. В 1999 г., в связи с дождевыми паводками и транспортом загрязняющих веществ с места поступления стоков происходило незначительное сокращение биомассы кладоцер (в 1.5 раза) (см. табл. 53). Среди видов, доминирующих по биомассе, отмечались *Daphnia pulex*, *D. longispina* и *Eucyclops serrulatus*.

В 2001 г. после строительства бобрами каскада трех плотин, включая непосредственно участок отбора проб, было отмечено, что видовой состав зоопланктона кардинально изменился по сравнению со всеми предыдущими периодами исследований. Средняя численность зоопланктона возросла до 27.3 тыс. экз/м³, биомасса до 9.0 г/м³ (см. табл. 53). Основная доля в общей численности принадлежала *Copepoda* (62.5%), среди которых доминировали *Eucyclops serrulatus*, *Macrocyclus albidus*, увеличивалась доля ветвистоусых ракообразных (до 33.2%), при доминировании *Daphnia pulex*, *D. longispina* и *Simocephalus vetulus*.

Основную часть биомассы составляли *Cladocera* (63.1%), за счет доминирования крупных видов (*Daphnia pulex*, *D. longispina* и *Simocephalus vetulus*). Вследствие чего увеличивалась средняя индивидуальная масса ветвистоусых ракообразных с 0.02 мг в 1990–1994 гг. до 626 мг в 2001 г. Кроме них в число доминантов входили также *Eucyclops serrulatus* и *Macrocyclus albidus*. Наблюдалось увеличение индексов Шеннона и количества видов за весь вегетационный период – 19, среди которых 10 коловраток, 4 веслоногих и 5 ветвистоусых ракообразных (см. табл. 56).

Таким образом, стоки сыроваренного завода вызывали глубокие изменения гидрохимического режима и видового состава зоопланктона на участках реки в месте непосредственного контакта сточных и речных вод. Строительство бобровых прудов выше и ниже источника поступления стоков вызывало снижение проточности и увеличение содержания легкоокисляющихся органических

веществ. В течение трех лет наблюдений, благодаря бобровым прудам, служившим основными источниками поступления организмов, в том числе крупных видов планктонных первичных фильтраторов, участвующих в процессах биологического самоочищения, увеличивались число видов (на 5), выравненность зоопланктона (с 1.1 до 1.6–1.8 бит/экз), численность и биомасса (в 4 и в 15 раз). Чем ближе к источнику загрязнения располагался пруд, тем большее время в течение вегетационного периода отмечались ветвистоусые ракообразные, составляя большую долю в общей численности и биомассе. Наблюдалось увеличение среднего индивидуального веса кладоцер в 14.4 раза. Стимулирующее влияние регулирования и продуктов жизнедеятельности бобров на развитие кладоцер подтверждают результаты токсикологических экспериментов – в воде из бобровых прудов наблюдается достоверное увеличение плодовитости *Ceriodaphnia affinis*.

Участок реки, расположенный ниже источника загрязнения на 2.5 км, до строительства бобрами плотин также испытывал достаточно сильное влияние сточных вод. При этом в отдельные сезоны последствия загрязнения здесь были более значительными, чем в непосредственном месте сброса. Это объясняется тем, что в место сброса стоков происходил постоянный приток относительно чистых вод с расположенных выше участков реки, в то время как на участке реки, расположенном 2.5 км ниже, происходило накопление и поступление новых загрязняющих веществ. Строительство бобрами плотин выше источника загрязнения (в 3 км от данной станции) способствовало снижению проточности. В зоопланктоне происходило увеличение обилия ракообразных, в том числе и ветвистоусых (с 3.1 до 29% от общей биомассы), активно участвующих в процессах биологического самоочищения. Возведение бобрами каскада плотин, в том числе непосредственно на этом участке, приводило фактически к полному исчезновению проточности, уменьшению содержания растворенного кислорода и увеличению количества легкоокисляющихся органических веществ. В зоопланктоне резко увеличивалась численность (в 2.1–11.9 раз), биомасса (в 20.9–82 раза), число видов (на 6–10), выравненность (с 0.9 до 1.5–1.9 бит/экз). Благодаря устойчивому доминированию в 31 000 раз увеличивалась индивидуальная доля ветвистоусых ракообразных. Т.е. сооружение бобрами плотины привело к нивелированию влияния стоков сыроваренного завода.

Уменьшение скорости течения и общего объема стока вследствие сокращения атмосферных осадков и высоких температур воздуха в 1999 г. оказывали существенное влияние на развитие зоопланктона загрязняемых участков. В межень наблюдалось

высокое содержание легкоокисляющихся органических веществ. В зонах влияния сточных вод роль биологического самоочищения увеличивалась за счет количественно богатой фауны планктеров, более ярко проявлялись черты эвтрофирования. При этом влияние точечного источника загрязнения локализовалось.

Благодаря этому на участке, расположенном 2.5 км ниже стоков, в 1999 г. наблюдалась тенденция улучшения качества среды по показателям структурной организации зоопланктона: возрастал индекс Шеннона, увеличивалась доля ветвистоусых ракообразных. Следовательно, изменение проточности в связи с уменьшением атмосферных осадков и строительством бобрами плотин на реке выше и ниже источника загрязнения, способствует изменению гидрологических, гидрохимических, токсических и гидробиологических реакций элементов экосистемы на сточные воды промышленных предприятий, интенсифицируя процессы биологического самоочищения. При этом наиболее заметные преобразования происходят в результате жизнедеятельности бобров, продукты метаболизма которых стимулируют размножение кладоцер.

7.3.2. Роль весеннего половодья и дождевых паводков в сезонной сукцессии зоопланктона бобровых прудов

В бобровых прудах, как и на любом другом речном биотопе, начало сезонной сукцессии зоопланктона обусловлено окончанием весеннего половодья. Половодье – наиболее мощное, циклически повторяющееся событие. Особенностью половодья как экологического феномена является его предсказуемость (Rech et al., 1988). После него, с началом прогрева воды и заселения биотопов пионерными видами, наблюдается процессы закономерного, направленного развития зоопланктона в зависимости от действующих факторов. Половодье можно рассматривать как нарушение только тогда, когда превышены (в ту или другую сторону) нормальные сезонные вариации уровня реки. В 1996 г. наблюдалось почти полное отсутствие половодья. Кроме этого, особенностью вегетационного периода 1996 г. можно считать еще одного нарушение гидрологического режима – обильные дожди и паводок в конце июля. Пробы отбирали в периоды гидрологической весны, лета и осени на бобровых прудах рек Чимсоры, Лоши и Искры.

Весной 1996 г. средние величины численности и биомассы организмов планктона в среднем были больше в 10 и 55 раз соответственно, чем в аналогичный период наблюдений 1993–1995 гг. (табл. 57). При этом, доля веслоногих ракообразных по числен-

Таблица 57

Основные показатели видового состава зоопланктона

Показатель	Весна		Лето		Осень	
	1993–1995 гг.		1993–1995 гг.		1993–1995 гг.	
	1996 г.	1996 г.	1996 г.	1996 г.	1996 г.	1996 г.
Количество видов	Rotatoria	1±0.5	4±2.6	2±1.7	3±1.5	4±0.5
	Copepoda	2±1.1	1.0±0.4	2±1.2	1±0.5	2±1.1
	Cladocera	3±0.5	2±0.5	8±2.4	4±2.0	5±2.8
	Всего	6±1.5	7±2.5	14±3.60	8±3.2	11±4.6
Численность	Rotatoria	29.1±8.3	38.9±5.4	3.9±1.1	44.9±11.2*	91.8±7.4
	Copepoda	59.7±10.1	34.6±6.2*	24.1±3.5	52.2±10.5*	3.1±2.2
	Cladocera	11.2±5.1	26.4±6.8*	71.8±8.2	42.6±4.3*	5.1±1.2
	Всего, тыс. экз/м³	2.6±0.2	36.2±2.1*	48.7±1.7	1.7±0.5*	73.9±5.0
Биомасса	Rotatoria	3.4±1.1	32.9±10.2*	0.1±0.002	17.9±9.1	59.3±6.6*
	Copepoda	58.7±11.4	29.7±7.3*	8.3±4.5	13.0±5.1	2.6±1.4*
	Cladocera	40.2±8.4	37.3±4.3	91.6±4.1	69.1±8.3	37.9±4.2*
	Всего, г/м³	0.02±0.01	1.57±0.7*	2.1±0.6	14.2±3.3	0.87±0.5*
n	15	25	20	20	20	20

* Достоверные отличия ($P < 0.05$).

Таблица 58

Соотношение экологических групп зоопланктона (%)

Сезон	Год	Основные экогруппы					
		1	2	3	4	5	6
Весна	1993–1995	66.5±27.7*	1.9±1.4	0.5±0.4*	7.2±6.9*	0.2±0.1*	17.3±9.9
	1996	16.1±5.5	29.4±28.2	10.9±4.1	33.3±16.4	0.5±0.1	13.2±4.8
Лето	1993–1995	45.1±7.7*	5.1±4.9	1.4±1.0	17.9±15.2	0.03±0.008*	16.4±8.8
	1996	14.9±5.9	4.3±0.3	4.6±2.5	46.28±25.8	6.6±4.3	23.6±13.6
Осень	1993–1995	40.7±28.1	40.9±25.9	0.7±0.2	2.8±1.9	1.0±0.6	10.7±6.3
	1996	56.3±21.4	21.1±18.4	3.2±2.9	8.3±7.4	2.3±1.2	8.8±5.4

Примечание: 1 – плавание/первичная фильтрация, вертикация; 2 – плавание/фильтрация + захват, всасывание; 3 – плавание+ползание/вертикация; 4 – ползание + плавание/вторичная фильтрация; 5 – ползание + плавание/собиратели фито-, детритофаги, собиратели эврифаги; 6 – смешанная группа ювенильных стадий развития Cyclopoida.

* Достоверные отличия ($P < 0.05$).

ности в 1996 г. была меньше, чем в 1993–1995 гг. (соответственно 34.6 и 59.7%), а обилие ветвистоусых больше (26.4 и 11.2%). По биомассе достоверные отличия зарегистрированы для коловраток и веслоногих: в 1996 г. доля коловраток составила 32.9% против 3.4% в 1993–1995 гг., а доля веслоногих – 29.7 и 58.7%. По количеству видов достоверных отличий не наблюдалось.

Различной оказалась и трофическая структура планктона. В 1993–1995 гг. ведущее положение занимали первичные фильтраторы и вертикаторы, добывающие пищу в толще воды; в 1996 г. доминировали вторичные фильтраторы и вертикаторы, питающиеся на поверхности субстрата, а обилие плавающих первичных фильтраторов и вертикаторов было значительно меньше (табл. 58).

Среди доминирующих видов в 1993–1995 гг. отмечены *Kellicottia longispina*, *Conochilus unicornis*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia longispina*, ювенильные стадии Copepoda, а в 1996 г. – *Trichotria truncata*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Polyarthra vulgaris*, *Pleuroxus trigonellus*, ювенильные стадии Copepoda.

В период летней межени 1996 г. численность и биомасса зоопланктона были меньше, чем в аналогичный период предыдущих лет исследований, в среднем в 28.5 и 100.6 раза соответственно. При этом доля веслоногих ракообразных в общей численности возрастала, а ветвистоусых ракообразных уменьшалась как по

численности, так и по биомассе (см. табл. 57). Общее число видов и число видов ветвистоусых в 1996 г. было ниже.

В трофической структуре зоопланктона бобровых прудов в 1996 г. обилие первичных фильтраторов и вертикаторов, добывающих пищу в толще воды, была достоверно меньше почти в 10 раз по сравнению с данными за предыдущие сезоны (табл. 58). Среди доминирующих видов в 1993–1995 гг. были отмечены *Synchaeta pectinata*, *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, *Scapholeberis mucronata*, *Simocephalus vetulus*, в 1996 г. – *Chydorus sphaericus*, *Pleuroxus truncatus*, *Bosmina longirostris*, *Eucyclops macrurus*, *Lecane luna*.

В осенний сезон 1996 г. численность зоопланктона по сравнению с начальным периодом исследований не имела отличий, но биомасса была меньше в 16.2 раза, в 2.0 и 33.0 раза увеличивалось обилие коловраток в общей численности и биомассе, в 10.0 и 1.8 раза снижалось обилие кладоцер (см. табл. 57). Достоверных отличий в трофической структуре не было зарегистрировано (см. табл. 58). В 1993–1995 гг. доминировали *Daphnia longispina*, *Synchaeta pectinata*, *Polyphemus pediculus*, ювенильные стадии циклопов; в 1996 г. – *Keratella quadrata*, *S. pectinata*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Eucyclops macrurus*.

Основываясь на представленных результатах, можно заключить, что отсутствие половодья в 1996 г. весной вызвало ряд изменений, которые были аналогичны наблюдаемым в условиях избыточного поступления органических веществ – высокие численность и биомасса зоопланктона, доминирование коловраток и ветвистоусых ракообразных (Андроникова, 1996; Крылов, 1996 б).

К периоду летней межени в 1996 г. по сравнению с аналогичным периодом 1993–1995 гг. в зоопланктоне наметились черты деградации – снижалось количественное обилие всего комплекса зоопланктеров и Cladocera. Ранее такие процессы отмечены для зоопланктона участков рек, испытывающих антропогенное эвтрофирование (Крылов, 1996 б; 2001).

В осенний сезон, после дождевых паводков (в конце июля и в начале осени), количественно зоопланктона было меньше, чем в предыдущие годы исследований. Зарегистрировано увеличение доли Rotatoria и снижение обилия Cladocera. С одной стороны, это характерно для зоопланктона, развивающегося в условиях эвтрофирования (Андроникова, 1996; Крылов, 1996 б), но с другой – это может быть и реакцией на увеличение проточности прудов, связанное с дождевыми паводками.

Разобраться в этом поможет анализ трофической структуры зоопланктона. Как было показано ранее, обилие организмов, до-

бывающих пищу в толще воды, может быть использовано в качестве индикатора стадий сукцессии зоопланктона малых рек, в том числе и при антропогенном эвтрофировании (раздел 7.1.4). Высокое обилие первичных фильтраторов и вертикаторов, добывающих пищу в толще воды, характерно для реакции на антропогенное эвтрофирование, но лишь на раннем этапе – в весенний сезон. К началу лета доминирующее положение занимают вторичные фильтраторы и вертикаторы, добывающие пищу с поверхности субстрата. При эксплуатации прудов, созданных руками человека (удобряемых и прудов-отстойников), представители этой группы организмов преобладают в течение краткого промежутка времени – в начале лета, а затем быстро сменяются представителями третьего трофического уровня – плавающими и ползающе-плавающими хищниками и собирателями-эврифагами (Молотков, Свирский, 1975).

Как было показано ранее (раздел 7.2.5), при влиянии жизнедеятельности бобров доля первичных фильтраторов и вертикаторов с увеличением сроков обитания возрастает. В 1996 г. обилие плавающих первичных фильтраторов и вертикаторов в бобровых прудах было достоверно меньше по сравнению с предыдущими годами в весенний и летний сезоны. При уменьшении обилия этой экологической группы возрастала доля групп, характерных для участков рек при антропогенном эвтрофировании: в весенний период – ползающе-плавающих вторичных фильтраторов и плавающих вертикаторов со способом питания фильтрация + захват, всасывание; в летний сезон – доля вторичных фильтраторов наряду с плавающе-ползающими вертикаторами и ползающе-плавающими собирателями-эврифагами. Причиной такого явления может быть усиление процессов органического и биогенного загрязнения. Как известно, при этом увеличивается количество пищи, добываемой с поверхности субстрата (Чуйков, 1982, 1995). Следовательно, при отсутствии весеннего половодья сукцессия зоопланктона бобровых прудов идет по схеме, характерной для антропогенного эвтрофирования.

Повышение проточности малых рек связано не только с весенним половодьем, но и с летними дождевыми паводками, которые выполняют основную роль в поддержании определенной степени упорядоченности лотических экосистем (Богатов, 1994; Minshall, 1988). Именно благодаря дождевым паводкам обилие организмов, добывающих пищу в толще воды, в период гидрологической осени 1996 г. не отличалось от уровня их развития в аналогичные сроки предыдущих лет исследований. Поэтому

можно заключить, что меньшее по сравнению с 1993–1995 гг. количественное обилие зоопланктона бобровых прудов было связано в большей степени с усилением проточности, а летние и осенние дождевые паводки способствовали самоочищению бобровых прудов.

Таким образом, весеннее половодье выступает важным фактором существования зоопланктона в бобровых прудах малых водотоков. При его отсутствии в зоопланктоне происходят изменения более характерные для участков рек, испытывающих антропогенное эвтрофирование. Дождевые паводки в летний и осенний сезоны способны вернуть систему на более ранние этапы сукцессии.

Глава 8

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА ПО ПРОДОЛЬНОМУ ПРОФИЛЮ МАЛЫХ РЕК

Как справедливо отмечали многие исследователи (Беклемишев, 1956; Муравейский, 1960, и др.), наиболее богатая жизнь появляется в реке при замедленном течении, допускающем отложение илистых грунтов и поселение укореняющихся растений. Сравнительный анализ абиотических факторов и видового состава зоопланктона на фоновых участках малых водотоков позволяет сделать вывод о том, что количественное и качественное обилие планктонных беспозвоночных возрастает по мере снижения проточности, увеличения освещенности и степени зарастания участков (раздел 6.1.5).

Среди современных взглядов на организацию и функционирование сообществ гидробионтов в речных системах наибольшее развитие получили концепции речного континуума и динамики пятен (Vannote et al., 1980; Pringle et al., 1988; Townsend, 1989).

Изначально концепция речного континуума разработана для градиента рек от малых до крупных (Vannote et al., 1980), однако делались весьма оправданные и удачные попытки рассмотреть каждую группу рек (малые, средние и крупные) с позиций этой концепции (Богатов, 1994; Деменик, 1989; Цимдинь, Лиэпа, 1991; Naiman et al., 1986). Поэтому она завоевала признание не только в первоначальном смысле, но стала использоваться и при анализе состояния сообществ по продольному профилю любой реки, при условии, что верхнее течение является аналогом малых рек, среднее – средних и нижнее – крупных.

Согласно положениям концепции речного континуума, рассматривающей речную систему как некую целостность, изменения в потоке идут вниз по течению в сторону снижения проточности, увеличения ширины, глубины русла и его освещенности, развития первичных продуцентов, а, следовательно, и консументов (Vannote et al., 1980). По мере продвижения водной массы от истоков к устью реки происходят закономерные изменения качества среды обитания гидробионтов, как за счет абиотических факторов, так и из-за жизнедеятельности

речных организмов. Эти изменения в свою очередь отражаются и на структурно-функциональных особенностях сменяющих друг друга биоценозов. При этом любое речное сообщество в большей степени зависит от участка, лежащего по течению выше.

Утверждается, что в верховьях рек сообщества затенены пологом деревьев и получают мало света. Консументы зависят в основном от листового опада и другого аллохтонного органического вещества. Фауна реки представлена главным образом первичными консументами, относящимися к механическим разрушителям.

Ближе к ритралу река становится шире, изменяется ее температурный режим, сообщество организмов не затенено и меньше зависит от аллохтонной органики. Первичную продукцию на этих участках обеспечивают водоросли и водные макрофиты. В потоке преобладает тонко измельченное органическое вещество, а среди консументов – фильтраторы, собиратели и хищники. Индекс разнообразия на таких участках максимален.

На равнинных участках рек течение замедляется, вода становится мутной, что ослабляет процесс фотосинтеза. На большинстве трофических уровней видовое разнообразие снижается.

Концепция речного континуума – это описание плавной и последовательной смены одних групп биотопов другими, причем подразумевается закономерная смена биотопов в направлении от мелководных быстротекущих и затененных к глубоководным медленнотекущим и открытым участкам.

Результаты проведенных исследований и анализ опубликованной информации, проведенный В.В. Богатовым (1994), показали, что основные черты речного континуума присущи рекам Дальнего Востока России.

Известно, что от верховьев до устья численность, биомасса и видовое разнообразие зоопланктона закономерно увеличиваются. Это объясняется как гидрологическими факторами (уменьшением скорости течения), так и биологическими (влиянием фауны пойменных водоемов, притоков, увеличением первичной продукции и степени минерализации органического вещества и т.д.), однако наиболее часто эти закономерные изменения отмечены для крупных водотоков (Деменик, 1989).

По нашим наблюдениям по продольному профилю малых рек бассейна Верхней Волги участки, имеющие различную прозрачность, затененность, количество органических и биогенных веществ, температуру, степень зарастания макрофитами, с рав-

ной вероятностью могут встречаться на верхнем, среднем и нижнем течении. В этом случае определяющими факторами формирования сообществ гидробионтов могут быть воздействия, приводящие к образованию этих специфичных биотопов – антропогенные нарушения и строительная деятельность бобров. Зависимость формирования и распределения сообществ от различного рода нарушений описывается концепцией динамики пятен (Pringle et al., 1988; Townsend, 1989).

Среда обитания живых организмов и их сообществ обычно состоит из отдельных участков-пятен с благоприятными и неблагоприятными условиями. Часто пятна обитаемы лишь временно и возникают непредсказуемо как во времени, так и в пространстве (Бигон и др., 1989). Система естественных пятен – рефугиумов (расщелины в скалах, затишные участки русла, подрусловой поток или глубокие проточные ямы) – играет важную роль в поддержании биологического разнообразия водотоков, особенно после экстремальных воздействий – паводков или засухи. Пятна могут возникать и в результате жизнедеятельности живых организмов. Исследования рек, заселенных бобрами (Naiman et al., 1986; Pringle et al., 1988; Townsend, 1989) показали, как крупные животные могут создавать пятна в реках и действовать как биотические векторы, влияющие на потоки энергии и материалов, проходящие через границы пятен.

Концепция динамики пятен не противоречит и не исключает взглядов, описанных в концепции речного континуума. Хотя пятна расположены случайным образом, однако в большинстве речных систем по мере продвижения от истоков к ритралу количество и разнообразие рефугиумов закономерно увеличивается. “Отмечаемая в концепции речного континуума более высокая степень видового разнообразия в ритрале во многом обеспечивается наличием здесь более многочисленных рефугиумов по сравнению, например, с зоной кренали” (Богатов, 1995, С. 59–60). Уровень развития сообществ гидробионтов в пятнах зависит от уровня накопленного органического материала по продольному профилю реки.

Вопросы распределения зоопланктона в малых реках фактически не раскрыты. Для их изучения рассмотрим характеристики видового состава и трофической структуры зоопланктона на верхних, средних и нижних участках течения малых рек бассейна Верхней Волги.

8.1. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА ПО ПРОДОЛЬНОМУ ПРОФИЛЮ МАЛОЙ РЕКИ ИЛЬДИ

Река Ильдь – типичный водоток Ярославского Поволжья из категории *самых малых – средне-малых*. Ее общая длина 46 км. В среднем течении Ильдь испытывает влияние аварийных сбросов сыродельного завода (от 2 до 4 раз в течение вегетационного периода). Двухгодичные исследования реки проводили в течение всего периода открытой воды. Схема реки и станций отбора проб представлены на рис. 35. Всего проанализировано 82 интегральные пробы.

В ходе мелиоративных мероприятий 1960–1970 гг. верховья реки были преобразованы, в результате чего в конце весны на самых верхних участках река представляет собой цепь бочагов с затопленной наземной растительностью. Бочаги связаны между собой узкими малопроточными (0.02–0.09 м/с) участками. В 10 км

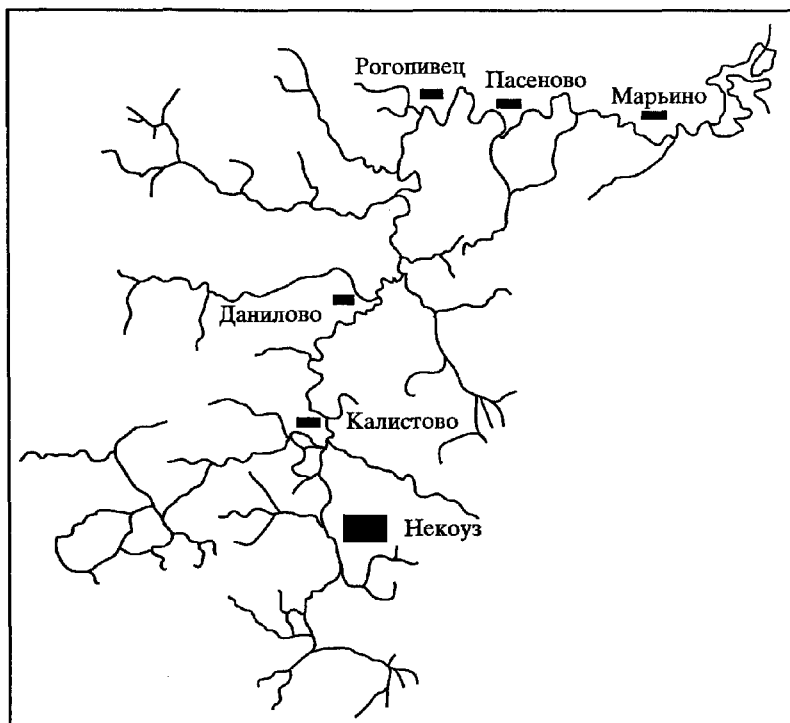


Рис. 35. Схема станций отбора проб на р. Ильдь

Физико-химические параметры воды весной

Показатель	Участок течения		
	верхний	средний	нижний
Температура, °С	10.2	13.5	13.0
Скорость течения, м/с	0.02	0.09	0.10
O ₂ , мг/л	8.3	9.4	11.5
O ₂ , %	73.5	90.5	110.0
Перманганатная окисляемость, мг О/л	22.8	15.0	10.7
ХПК, мг О/л	49.6	39.9	35.5
БПК ₅ , мгО ₂ /л	1.3	2.1	4.2

от истока река входит в русло. На рипали, покрытой зарослями макрофитов, скорость течения составляла 0.06–0.1 м/с (в среднем 0.02 м/с), температура воды 10.2 °С. Среднее течение реки представляло из себя русло шириной от 10 до 15 м, где максимальные скорости течения не превышали 0.17 м/с. Температура воды была в среднем 13.5 °С, скорость течения – 0.09 м/с. В нижнем течении русло реки 10–30 м шириной затенено пологом кустарников, глубоко врезано. Скорость течения колебалась от 0.08 до 0.22 м/с (в среднем 0.1 м/с). Температура воды 13.0 °С. Наиболее проточные участки имели и более высокие температуры воды ($r = 0.90$; $p < 0.05$). Основные характеристики физико-химических параметров воды представлены в табл. 59.

Видовой состав зоопланктона по продольному профилю реки имел отличия. Так, достоверно большее число видов и выравненность зоопланктона зарегистрированы на верхнем участке течения, минимальное – на нижнем (рис. 36, а). Это определялось высоким содержанием органических и минеральных веществ в воде ($r = 0.57$). На менее проточном верхнем участке увеличивалось разнообразие ветвистоусых ракообразных ($r = -0.90$).

По численности первенствовал зоопланктон нижнего течения – 31.1 тыс.экз/м³, на участках верхнего и среднего течения плотность организмов была меньше в 3.1 и 4.7 раза соответственно (рис. 36, б). Численность коловраток определялась количеством органических и минеральных веществ ($r = 0.91$), а относительное обилие – скоростью течения ($r = 0.93$); веслоногих – количеством органических и минеральных веществ ($r = 0.91$); ветвистоусых – скоростью течения ($r = -0.98$). Поэтому на станциях верхнего течения основу численности зоопланктона составляли веслоногие и ветвистоусые ракообразные (табл. 60). Доминировали науплиусы *Cyclopoida*, *Alona rectangula*, *Trichotria truncata*,

Таблица 60

**Число видов, соотношение таксономических и экологических групп
зоопланктона по продольному профилю р. Ильдь весной (n = 27)**

Показатель		Участок течения		
		верхний	средний	нижний
Число видов	Rotatoria	4±1.5	4±0.9	5±1.5
	Copepoda	3±0.4	1±0.3	1±0.5
	Cladocera	9±2.1	3±1.6	1±0.0
Относительное обилие по численности, %	Rotatoria	16.2±9.3	78.1±11.2	98.6±4.9
	Copepoda	44.1±6.1	22.1±14.3	1.1±2.2
	Cladocera	43.2±15.5	4.2±3.1	0±0.0
Относительное обилие по биомассе, %	Rotatoria	1.9±1.2	33.8±13.2	95.7±7.1
	Copepoda	33.7±9.3	35.2±8.5	3.8±5.1
	Cladocera	65.6±10.4	34.2±16.8	0±0.0
Экогруппы, %	Плывание	6.2±3.2	9.3±8.7	37.6±9.1
	Плывание + пол- зание, ползание + плывание	53.3±16.8	73.8±22.1	62.1±17.3
	Плывание + прик- репление к субст- рату	0.2±0.3	0±0.0	0±0.0
	Смешанная груп- па ювенильных стадий циклопов	34.7±14.2	15.7±10.6	0.4±1.8

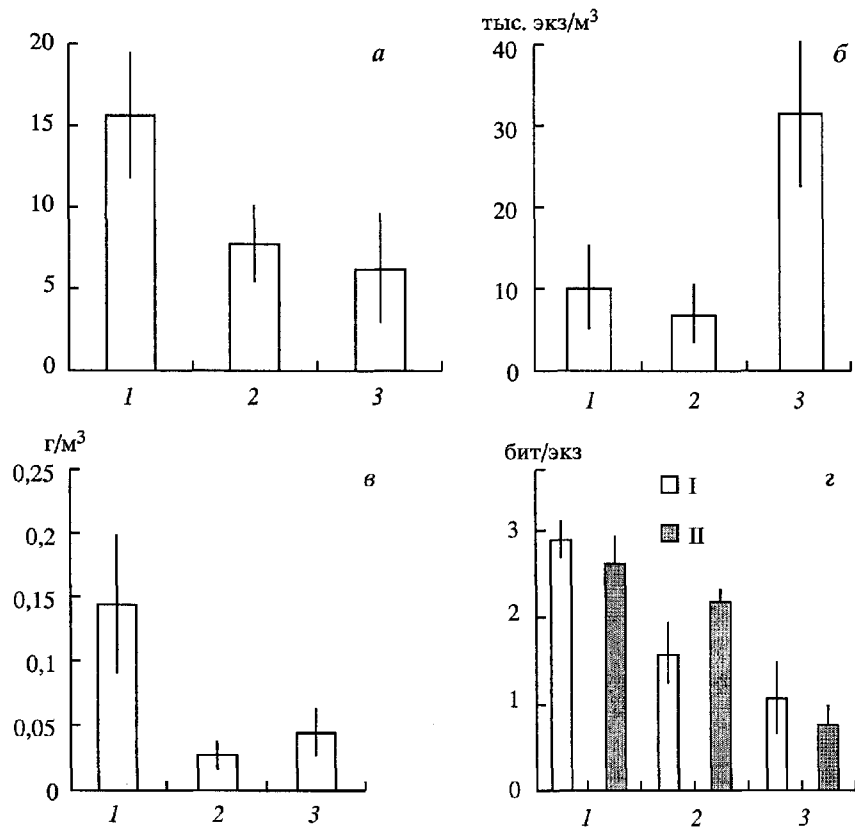


Рис. 36. Количественное обилие зоопланктона р. Ильди на участках верхнего (1), среднего (2) и нижнего (3) течений весной

а – число видов; б – численность; в – биомасса; з – индекс Шеннона I – H_N , II – H_B

Ceriodaphnia reticulata. В среднем и нижнем течении наибольшего обилия достигали коловратки (77.3 и 99.5%) за счет доминирования родов *Euchlanis*, *Synchaeta*, *Keratella*. Кроме них в число доминантов входили ювенильные стадии Cyclopoida.

Наибольшая биомасса зоопланктона отмечена в верхнем течении реки – 0.14 г/м³, в то время как в среднем и нижнем участках она была меньше в 5.5 и 3.2 раза (рис. 36, в). Обилие коловраток возрастало при увеличении количества легкоокисляющихся органических веществ ($r = 0.93$), веслоногих – на участках с более низкими температурами воды ($r = -0.95$), ветвистоусых – при увеличении количества органических и минеральных веществ ($r = 0.91$). Максимального обилия по биомассе на верхнем участ-

ке достигали Cladocera (65.6%) при доминировании *Chydorus sphaericus*, *Macrocyclus albidus*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Polyphe-mus pediculus* (см. табл. 60).

В среднем течении соотношение биомассы всех таксономических групп было примерно одинаковым, доминировали *Polyphe-mus pediculus*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Euchlanis dilatata*, *Euscyclops serrulatus*, копепоиды циклопов. На участке нижнего течения основу биомассы составляли коловратки (95.7%) за счет доминирования *Euchlanis dilatata* и *Keratella quadrata*.

Максимальные величины индексов Шеннона, свидетельствующие о выравнивании и окончании процесса формирования зоопланктона после половодья, зафиксированы на верхнем течении реки (рис. 36, з).

Основу трофической структуры составляли вторичные фильтраторы, собиратели-фито- детритофаги и эврифаги, добывающие пищу с поверхности субстрата (см. табл. 60). В верхнем течении заметную долю составляла смешанная по питанию и пере-

Таблица 61

Физико-химические параметры воды летом

Показатель	Участок течения		
	верхний	средний	нижний
Температура, °C	16.8	15.7	17.7
Скорость течения, м/с	0.009	0.06	0.09
O ₂ , мг/л	3.6	5.7	7.2
O ₂ , %	36.8	58.3	87.6
Перманганатная окисляемость, мг О/л	29.5	15.5	11.8
ХПК, мг О/л	77.3	33.7	25.6
БПК ₅ , мг О ₂ /л	9.2	1.4	1.1

движению в пространстве группа ювенильных стадий веслоногих, а на нижнем – группа вертикаторов, добывающих пищу в толще воды.

В летний сезон на верхних участках уровень воды резко падал, в период межени многие бочаги отпнуровывались, а после дождей вновь заполнялись и соединялись между собой. Скорость течения менялась в пределах от 0.001 до 0.05 м/с. На среднем участке реки скорость течения составляла 0.07 м/с, на нижнем – 0.05–0.1 м/с. Изменения абиотических параметров воды не зависели от скорости течения исследованных участков. Основные физико-химические параметры воды представлены в табл. 61.

По числу видов зоопланктона первенство сохранялось за участком верхнего течения, хотя достоверных отличий не фиксировалось (рис. 37, а). На участках верхнего и нижнего течения наибольшее разнообразие принадлежало ветвистоусым рачкам, на среднем – коловраткам (табл. 62).

Число видов веслоногих снижалось при повышении содержания в воде кислорода ($r = -0.54$) и повышении количества органических и минеральных веществ ($r = 0.57$). Максимальная численность зоопланктона зарегистрирована в верхнем течении, достоверно отличаясь от участков среднего и нижнего в 190.5 и 557.3 раз (рис. 37, б), что определялось количеством легкоокисляющихся органических веществ ($r = 0.94$). Основу численности на станциях верхнего течения составляли веслоногие ракообразные (63.2%), при доминировании ювенильных стадий Cyclopoida, Eucyclops serrulatus, а также Keratella cochlearis, Polyphemus pediculus (табл. 62).

В среднем течении также преобладали веслоногие (68.4%), но по сравнению с участком верхнего течения достоверно снижалась доля кладоцер (с 26.1 до 5.2%) при одновременном увеличе-

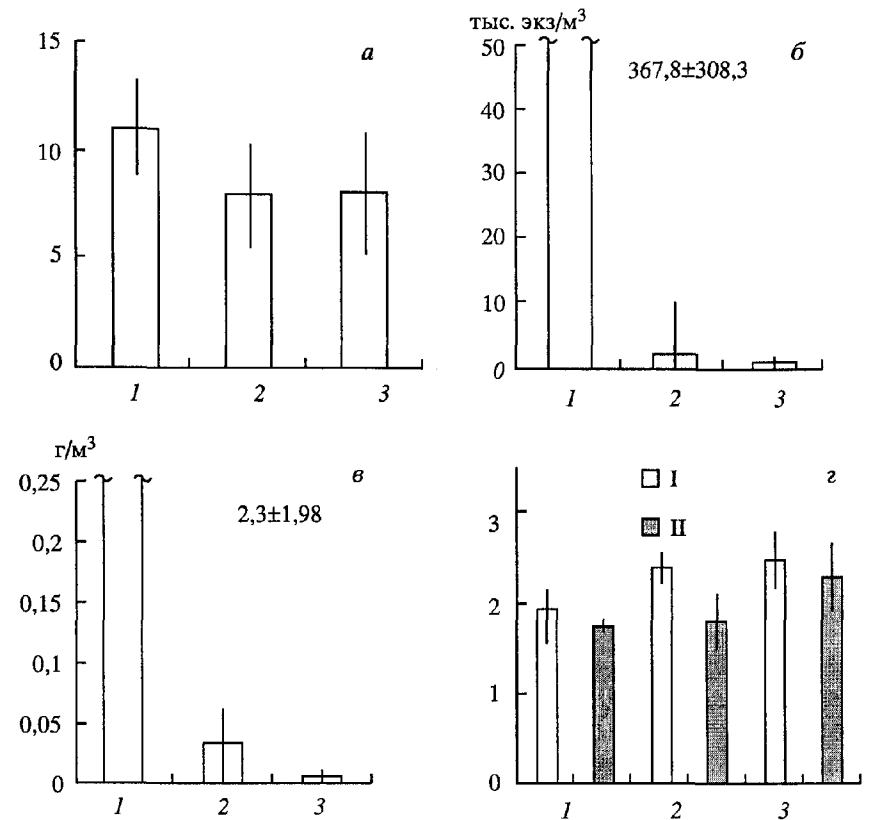


Рис. 37. Количественное обилие зоопланктона по продольному профилю р. Ильди летом

Обозначения те же, что на рис. 36

нии обилия коловраток (с 12.4 до 27.5%). Доминировали науплиусы и копепоиды Cyclopoida, Acanthocyclops vernalis, Eucyclops serrulatus, Euchlanis dilatata, E. incisa. На станциях нижнего течения основную долю составляли Rotatoria и Copepoda (42.1 и 39.2%). Доминировали Polyarthra vulgaris, P. dolichoptera, Mytilina mucronata, ювенильные стадии циклопов. Наибольшие биомассы зоопланктона отмечены в верхнем течении, на среднем и нижнем биомасса была достоверно ниже в 71.5 и 424.1 раз (см. рис. 37, в). На всех участках течения реки основу зоопланктона составляли веслоногие ракообразные, максимально развиваясь в среднем течении (см. табл. 62).

Среди доминирующих видов на станциях верхнего течения отмечались Scapholeberis mucronata, Eucyclops serrulatus,

Таблица 62

Число видов, соотношение таксономических и экологических групп зоопланктеров по продольному профилю р. Ильдъ летом ($n = 28$)

Показатель		Участок течения		
		верхний	средний	нижний
Число видов	Rotatoria	3 ± 0.8	3 ± 1.1	3 ± 1.2
	Copepoda	2 ± 0.9	2 ± 0.8	1 ± 0.8
	Cladocera	6 ± 1.3	3 ± 1.0	4 ± 1.1
Относительное обилие по численности, %	Rotatoria	12.4 ± 9.1	27.5 ± 11.6	42.1 ± 14.3
	Copepoda	63.2 ± 15.3	68.4 ± 19.3	39.2 ± 12.5
	Cladocera	26.1 ± 7.6	5.2 ± 5.1	21.4 ± 10.2
Относительное обилие по биомассе, %	Rotatoria	8.4 ± 4.4	5.4 ± 3.1	10.5 ± 5.2
	Copepoda	62.1 ± 15.6	80.3 ± 20.3	43.6 ± 13.2
	Cladocera	35.6 ± 8.7	15.1 ± 9.6	47.2 ± 10.2
Экогруппы, %	Плывание	22.5 ± 4.6	16.1 ± 5.1	4.2 ± 2.8
	Плывание + ползание, ползание + плавание	26.1 ± 4.8	36.1 ± 6.3	59.7 ± 7.2
	Плывание + прикрепление к субстрату	1.8 ± 1.2	1.6 ± 2.0	3.2 ± 2.3
	Смешанная группа ювенильных стадий циклопов	46.4 ± 3.8	47.1 ± 5.9	35.6 ± 3.9

Acanthocyclops vernalis, *Polyphemus pediculus*, *Macrocyclus albidus*, науплиусы и копепоиды веслоногих. В среднем течении массового развития достигали *M. albidus*, *A. vernalis*, *Simocephalus vetulus*, *E. serrulatus*, *E. dilatata*, *Graptoleberis testudinaria*, ювенильные стадии циклопов. На станциях нижнего течения первенствовали *E. serrulatus*, науплиусы и копепоиды Cyclopoida, *P. pediculus*, *S. mucronata*.

Выравненность зоопланктона повышалась от истоков к нижнему течению (см. рис. 37, г). В трофической структуре вниз по течению наблюдалось снижение обилия смешанной по типам питания и передвижения в пространстве группы ювенильных стадий Cyclopoida, первичных фильтраторов и вертикаторов, добывающих пищу в толще воды, за счет увеличения доли плавающе-ползающих вертикаторов, ползающе-плавающих вторичных фильтраторов и собирателей-эврифагов (см. табл. 62).

К осени уровень воды в реке повышался, и все участки имели примерно тот же вид, что и в конце весны. Максимальные скоро-

Таблица 63

Физико-химические параметры воды осенью

Показатель	Участок течения		
	верхний	средний	нижний
Температура, °C	6.7	6.8	6.4
Скорость течения, м/с	0.001	0.01	0.15
O ₂ , мг/л	6.1	5.1	9.5
O ₂ , %	50.2	41.7	76.5
Перманганатная окисляемость, мг О/л	14.5	7.6	5.2
ХПК, мг О/л	34.7	20.7	8.5
БПК ₅ , мгО ₂ /л	16.2	2.2	1.2

сти течения зафиксированы в нижнем течении реки – 0.11 м/с, минимальные в верхнем – 0.05 м/с. Увеличение скорости течения вызывало снижение ХПК ($r = -0.74$; $P < 0.05$). Абиотические параметры воды исследованных участков течения представлены в табл. 63.

Число видов зоопланктеров уменьшалось от верхнего к нижнему участку течения (рис. 38, а). Максимальная численность зоопланктона фиксировалась в верхнем течении, в среднем и нижнем она сокращалась в 26.3 и 50.4 раза (см. рис. 38, б), что определялось уменьшением количества легкоокисляющихся органических веществ ($r = 0.72$). На станциях верхнего течения основу зоопланктона составляли Cyclopoida (55.2%) и Rotatoria (40.0%) (табл. 64). В среднем течении увеличивалась доля коловраток и сокращалась доля циклопов, в нижнем – наибольшего обилия достигали кладоцеры (52.6%).

Численность веслоногих определялась количеством легкоокисляющихся органических веществ ($r = 0.91$), а обилие кладоцер зависело от скорости течения – ее увеличение способствовало сносу хидорид ($r = 0.80$; $P < 0.05$). Среди доминирующих видов в верхнем течении были науплиусы и копепоиды Cyclopoida, *Polyarthra dolichoptera*, *Synchaeta pectinata*, *Eucyclops serrulatus*, *Macrocyclus albidus*, в среднем – *Lecane luna*, *L. lunaris*, *P. dolichoptera*, *Mytilina mucronata*, ювенильные стадии Cyclopoida, *Acanthocyclops vernalis*, в нижнем – *Euchlanis dilatata*, *Trichotria truncata*, *Chydorus sphaericus*, *Acroperus harpae*.

Наибольшая биомасса зоопланктона отмечена на участке верхнего течения, а вниз по течению регистрировалось ее достоверное снижение – в 38.9 раз в среднем течении и в 51.2 раза в нижнем течении (рис. 38, в). Это определялось уменьшением ко-

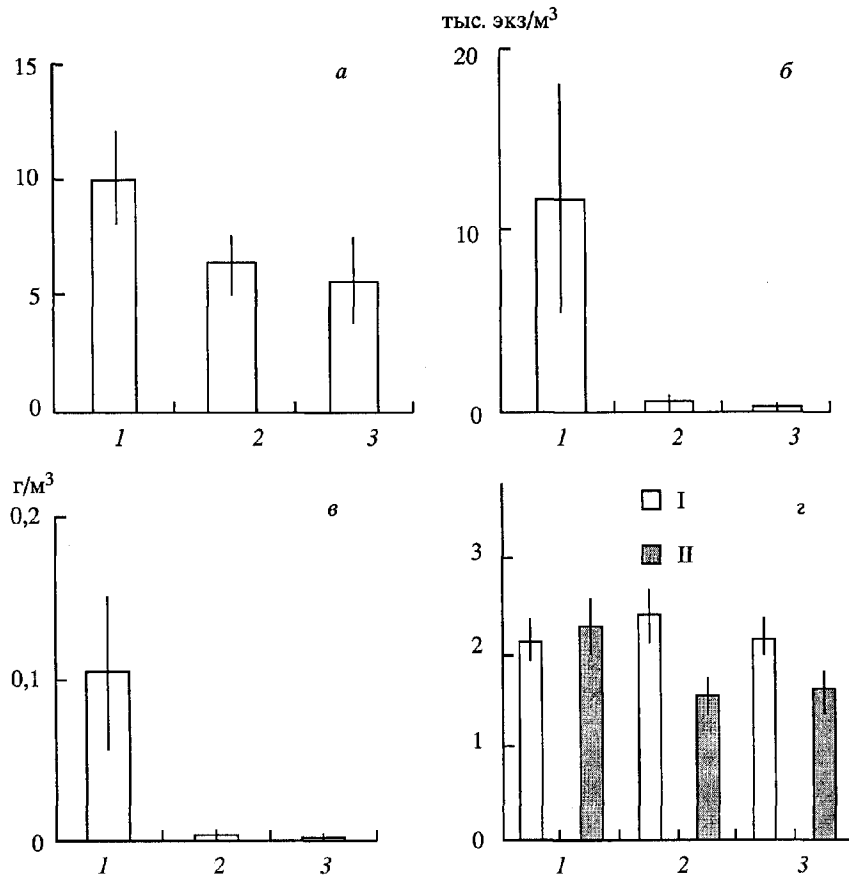


Рис. 38. Количественное обилие зоопланктона по продольному профилю р. Ильди осенью

Обозначения те же, что на рис. 36

личества органических и минеральных веществ ($r = 0.83$). Обилие Copepoda ($r = 0.67$) и Cladocera ($r = 0.96$) опосредованно зависело от скорости течения, при снижении которой увеличивалось содержание органических и минеральных веществ, благодаря чему основу биомассы на участках верхнего и среднего течения составляли Copepoda (71.5 и 82.4% соответственно), на участке нижнего течения – Cladocera (66.8%). В условиях меньшей проточности в верхнем течении доминировали *Daphnia pulex*, *Ceriodaphnia reticulata*, ювенильные стадии Cyclopoida, *Macrocyclops albidus*, *Eucyclops serrulatus*, при увеличении скоростей течения в среднем течении – копепоиды циклопов,

Число видов, соотношение таксономических и экологических групп зоопланктеров по продольному профилю р. Ильди летом ($n = 27$)

Показатель		Участок течения		
		верхний	средний	нижний
Число видов	Rotatoria	4 ± 1.2	4 ± 1.0	2 ± 0.5
	Copepoda	2 ± 1.5	2 ± 1.1	1 ± 0.05
	Cladocera	4 ± 1	1 ± 0.8	3 ± 1.1
Относительное обилие по численности, %	Rotatoria	40 ± 12.3	55.1 ± 16.5	25.5 ± 8.1
	Copepoda	55.2 ± 7.4	42.1 ± 5.2	23.2 ± 7.8
	Cladocera	5.3 ± 6.3	4.5 ± 5.1	52.6 ± 12.2
Относительное обилие по биомассе, %	Rotatoria	4.9 ± 1.3	5.2 ± 2.1	5.5 ± 2.9
	Copepoda	71.5 ± 13.5	82.4 ± 15.2	29.4 ± 5.9
	Cladocera	22.6 ± 16.6	9.8 ± 8.1	66.8 ± 6.4
Экогруппы, %	Плывание	39.8 ± 9.6	25.1 ± 6.8	2.5 ± 2.0
	Плывание + ползание, ползание + плавание	27.6 ± 4.5	46.1 ± 9.2	76.1 ± 4.3
	Плывание + прикрепление к субстрату	0.1 ± 0.1	0 ± 0.0	0 ± 0.0
	Смешанная группа ювенильных стадий циклопов	35.8 ± 7.9	30.1 ± 9.5	21.8 ± 11.2

Pleuroxus, *Acroperus*, *M. albidus*, *E. serrulatus*, *Acanthocyclops vernalis*, в нижнем течении – *Chydorus sphaericus*, *A. harpae*, копепоиды циклопов.

Вниз по течению незначительно уменьшался индекс Шеннона по биомассе (см. рис. 37, г), что было связано со снижением температуры воды ($r = 0.69$). В трофической структуре вниз по течению сокращалось обилие первичных фильтраторов и вертикаторов, добывающих пищу в толще воды, и увеличивалось обилие вторичных фильтраторов и собирателей-эврифагов, питающихся на поверхности субстрата (см. табл. 64).

Аналогичный анализ распределения зоопланктона по продольному профилю был проведен на основе данных непериодических сборов еще на четырех реках – Колокше, Сутке, Шумаровке, Коровке.

На основании проведенных исследований можно заключить, что на р. Ильди, а также еще на пяти водотоках, не подвержен-

Физико-химические параметры воды весной

Показатель	Участок течения		
	верхний	средний	нижний
Температура, °С	9.7	12.3	11.7
Скорость течения, м/с	0.02	0.03	0.14
O ₂ , мг/л	11.8	9.4	7.1
O ₂ , %	44.0	87.6	66.0
Перманганатная окисляемость, мг О/л	12.4	7.5	9.1
ХПК, мг О/л	25.8	20.0	16.9
БПК ₅ , мгО ₂ /л	2.51	3.80	1.72

8.2. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА ПО ПРОДОЛЬНОМУ ПРОФИЛЮ МАЛОЙ РЕКИ ЛАТКИ

Река Латка – левобережный приток Волжского плеса Рыбинского водохранилища – относится к категории *очень малых – самых малых* рек и типична для Ярославского Поволжья. Протяженность реки около 15 км, средний годовой расход воды 0.153 м³/с, среднегодовая мутность 20.78 г/м³ (Былинкина, Петухова, 1971). В среднем течении она испытывает постоянное влияние сточных вод сыродельного завода. С 1999 г. на участках среднего и нижнего течений к началу осеннего сезона наблюдалась активизация строительной деятельности бобров. Всего на участках верхнего, среднего и нижнего течений за три года исследований (1999–2001 гг.) было проанализировано 123 интегральные пробы. Схема реки и станций отбора проб представлена на рис. 13. Реальный исток реки находится в 3–5 км ниже от места, указанного на топографических картах, а сам участок верхнего течения лишь через 2–3 км приобретает черты реки. До этого он представляет собой цепь заросших бочагов, соединенных между собой заросшими малопроточными и узкими участками. Весной на верхнем участке скорость течения составляла в среднем 0.02 м/с, температура воды 9.7 °С. В среднем течении реки скорость течения колебалась от 0.01 до 0.18 м/с (в среднем 0.035), температура 12.3 °С. В нижнем течении река протекает по открытой населенной местности, где мозаично чередуются различные биотопы – от малопроточных до быстротекущих русловых участков перед самым впадением в водохранилище. Скорость те-

чения на этом участке реки составляла 0.007–0.28 м/с (в среднем 0.14), температура 11.7 °С. Достоверных зависимостей между режимом проточности и физико-химическими характеристиками воды выявлено не было. Основные физико-химические параметры воды весной представлены в табл. 65.

Наибольшим видовым разнообразием отличался зоопланктон верхнего течения реки (рис. 39, а). Основу видового разнообразия составляли ветвистоусые ракообразные, в то время как в среднем течении – коловратки, в нижнем – веслоногие ракообразные (табл. 66).

Снижение общего числа видов и веслоногих ракообразных наблюдалось на биотопах, где регистрировалось увеличение содержания кислорода и скорости течения ($r = -0.83$ и $r = -0.94$), а разнообразие ветвистоусых ракообразных зависело от количества органических и минеральных веществ ($r = 0.76$).

Максимальные численности отмечены на станциях верхнего течения – с высоким содержанием органических и минеральных веществ (рис. 39, б). В среднем и нижнем течении плотность зоопланктона была достоверно ниже в 7.4 и 5.7 раз. Основу численности на всех участках составляли Copepoda, однако в верхнем течении высокой была доля Cladocera, а в среднем – Rotatoria (см. табл. 66).

В верхнем течении доминировали *Mytilina mucronata*, *Lecane luna*, *Chydorus sphaericus*, ювенильные стадии циклопов, в среднем течении – *Notholca acuminata*, *Euchlanis deflexa*, *Testudinella patina*, *Polyarthra dolichoptera*, *Chydorus gibbus*, ювенильные стадии циклопов, в нижнем течении – науплиусы и копепоидиты циклопов, *Brachionus calyciflorus*, *Euchlanis dilatata*.

Наибольшая биомасса зоопланктона была в верхнем течении реки, на участках среднего и нижнего течений она снижалась в

Зоопланктон по продольному профилю р. Латки весной ($n = 46$)

Показатель		Участок течения		
		верхний	средний	нижний
Число видов	Rotatoria	1.5 ± 0.9	3 ± 1.6	1.5 ± 1.1
	Copepoda	3.5 ± 1.4	2.5 ± 1.5	2.5 ± 1.8
	Cladocera	5.6 ± 2.1	1.3 ± 0.7	1 ± 0.8
Относительное обилие по численности, %	Rotatoria	10.6 ± 5.1	26.9 ± 6.3	7.1 ± 4.8
	Copepoda	58 ± 18.3	69.3 ± 10.2	89.1 ± 22.1
	Cladocera	33.5 ± 12.1	69.3 ± 10.2	4.8 ± 5.2
Относительное обилие по биомассе, %	Rotatoria	0.1 ± 0.1	5 ± 2.1	3.8 ± 2.3
	Copepoda	52.1 ± 15.3	83.6 ± 33.2	92.6 ± 26.1
	Cladocera	49 ± 19.6	12.5 ± 10.2	4 ± 2.4
	Плывание	0.5 ± 0.6	16.9 ± 5.8	1 ± 1.2
	Плывание + ползание, ползание + плавание	55.6 ± 24.3	20.3 ± 11.1	1 ± 1.2
Экогруппы, %	Плывание + прикрепление к субстрату	2.9 ± 2.1	0 ± 0.0	0 ± 0.0
	Смешанная группа ювенильных стадий циклопов	43.6 ± 14.6	61.6 ± 11.7	78.3 ± 18.2

Выравненность зоопланктона по биомассе уменьшалась при увеличении проточности ($r = -0.93$) от участков верхнего течения к участкам среднего и нижнего (см. рис. 39, г). В трофической структуре, кроме смешанной группы младших стадий циклопов, в верхнем течении основную долю составляли плавающие-ползающие вертикаторы, ползающе-плавающие вторичные фильтраторы, собиратели фито-, детрито- и эврифаги (см. табл. 66).

В среднем течении их доля сокращалась за счет развития вертикаторов, добывающих пищу в толще воды. В нижнем течении первенствовала смешанная по способам питания и передвижения группа младших стадий циклопов.

В летний сезон уровень воды в реке максимально снижался, а в июле-августе (в отдельные годы и в начале осени) полностью пересыхал исток реки. Течение на верхнем участке реки не фиксировалось. В среднем течении величина проточности составляла от 0.001 до 0.07 м/с, в нижнем – от 0.001 до 0.12 м/с. Скорость течения определяла содержание в воде кислорода и насыщение

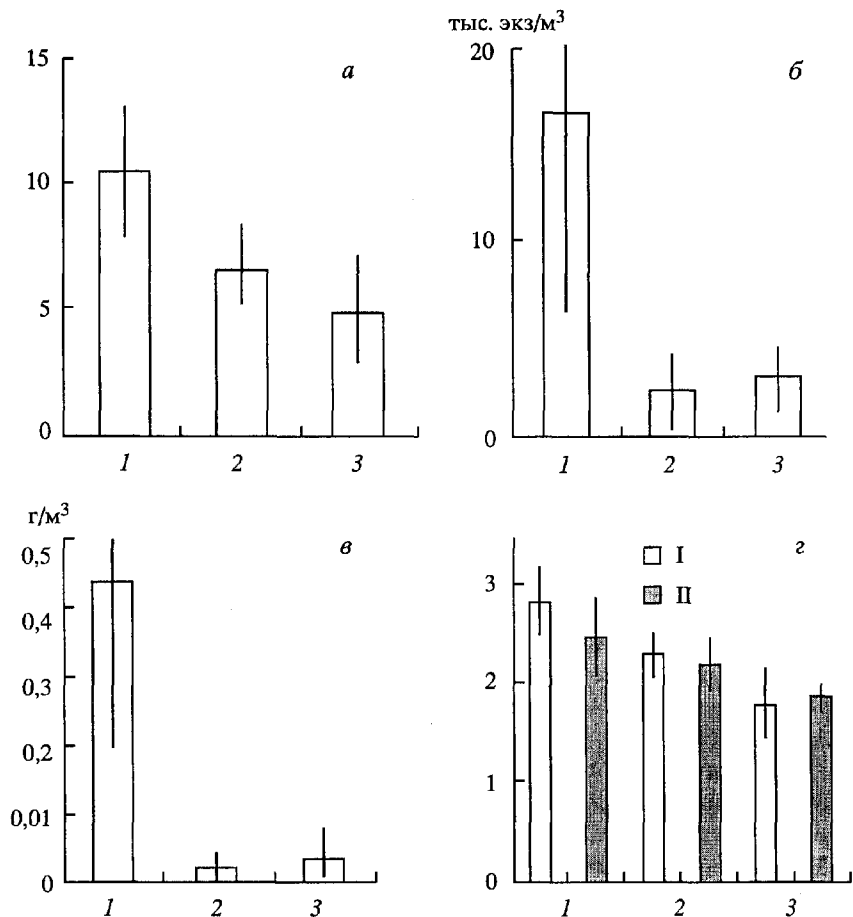


Рис. 39. Количественное обилие зоопланктона по продольному профилю р. Латки весной

Обозначения те же, что на рис. 36

19.1 и 12.7 раз (см. рис. 39, в), что определялось уменьшением количества органических и минеральных веществ ($r = 0.89$). Основу зоопланктона составляли веслоногие ракообразные, количество которых увеличивалось от верхнего участка к нижнему при снижении обилия ветвистоусых (см. табл. 66).

В верхнем течении доминировали *Macrocyclus albidus*, *Eucyclops serrulatus*, *Simocephalus vetulus*, в среднем – младшие стадии циклопов, *Acanthocyclops vernalis*, *Chydorus gibbus*, в нижнем течении – науплиусы и копепоиды циклопов, *Eucyclops serrulatus*, *Macrocyclus albidus*.

Таблица 67

Физико-химические параметры воды летом

Показатель	Участок течения		
	верхний	средний	нижний
Температура, °C	13.7	15.1	15.9
Скорость течения, м/с	0.014	0.015	0.035
O ₂ , мг/л	4.1	5.39	4.66
O ₂ , %	38.5	53.1	47.0
Перманганатная окисляемость, мг О/л	15.1	33.1	8.24
ХПК, мг О/л	36.3	69.1	23.2
БПК ₅ , мгО ₂ /л	3.45	25.6	2.57

Таблица 68

Число видов, соотношение таксономических
и экологических групп зоопланктеров
по продольному профилю р. Латки летом ($n = 48$)

Показатель		Участок течения		
		верхний	средний	нижний
Число видов	Rotatoria	3 ± 1.1	3 ± 0.9	3 ± 0.8
	Copepoda	3 ± 0.6	2 ± 0.7	2 ± 1.3
	Cladocera	6 ± 1.8	3 ± 0.4	3 ± 0.5
Относительное обилие по численности, %	Rotatoria	4.5 ± 3.8	10.1 ± 5.8	6.3 ± 3.8
	Copepoda	58.4 ± 19.7	71.2 ± 20.2	64.8 ± 14.3
	Cladocera	37.6 ± 8.3	20.9 ± 6.5	30.2 ± 6.8
Относительное обилие по биомассе, %	Rotatoria	0.2 ± 0.8	1.5 ± 1.2	1 ± 0.9
	Copepoda	36.6 ± 4.4	48.8 ± 7.1	31.5 ± 3.8
	Cladocera	65.1 ± 10.4	50.1 ± 4.2	66.2 ± 11.3
Экогруппы, %	Плывание	9.4 ± 5.1	12.19 ± 6.3	23.3 ± 5.4
	Плывание + пол- зание, ползание + плывание	30 ± 14.5	13.8 ± 7.2	12.1 ± 11.2
	Плывание + при- крепление к суб- страту	21.6 ± 8.9	0.1 ± 0.8	4.9 ± 2.1
	Смешанная груп- па ювенильных стадий циклопов	35.3 ± 21.5	61.5 ± 16.8	56 ± 19.3

кислородом ($r = 0.66$ и $r = 0.63$; $p < 0.05$). Основные характеристики воды в летний сезон представлены в табл. 67.

Наибольшее число видов обнаружено в верхнем течении, однако достоверных отличий по сравнению с другими участками не наблюдалось (рис. 40, а). Основу разнообразия составляли ракообразные (табл. 68). Снижение количества видов отмечено в среднем и нижнем течении, чему способствовало избыточное поступление органических веществ со стоками сыродельного завода ($r = -0.55$).

По численности первенствовал зоопланктон верхнего течения, в среднем и нижнем его плотность снижалась в 27.8 и 4.2 раза соответственно, однако различия между верхним и нижним участками были недостоверны (см. рис. 40, б). Увеличение численности опосредовано определялось содержанием кислорода, т.е. зависело от снижения скорости течения ($r = -0.59$). Основу численности на среднем участке течения составляли циклопы, а на верхнем и нижнем – ветвистоусые ракообразные (см. табл. 68).

Среди доминирующих видов в верхнем течении отмечались представители рода *Ceriodaphnia*, *Simocephalus vetulus*, *Chydorus sphaericus*, *Macrocyclus albidus*, *Eucyclops serrulatus*, *Acanthocyclops vernalis*, ювенильные стадии циклопов. В среднем течении доминировали *Euchlanis deflexa*, науплии и копеподиты циклопов, *Eucyclops serrulatus*, *Daphnia pulex*, *Acanthocyclops vernalis*, в нижнем течении – ювенильные стадии развития циклопов, *Eucyclops serrulatus*, *Daphnia pulex*, *D. longispina*, *Simocephalus vetulus*.

Максимальная биомасса зафиксирована на участке верхнего течения реки, на участках среднего и нижнего она снижалась в 73.0 и 2.9 раз соответственно. Между верхним и нижним участками отличия по биомассе были недостоверны (см. рис. 40, в).

В верхнем и нижнем течении доминировали ветвистоусые ракообразные, в среднем – веслоногие (см. табл. 68). Увеличение биомассы зоопланктона и ветвистоусых ракообразных наблюдалось на участках с меньшим содержанием кислорода в воде ($r = -0.50$ и $r = -0.49$), т. е. при уменьшении скорости течения.

В верхнем течении реки по биомассе доминировали *Eucyclops serrulatus*, *Acanthocyclops vernalis*, *Macrocyclus albidus*, копеподиты циклопов, *Simocephalus vetulus*, *Ceriodaphnia reticulata*, в среднем течении – копеподиты циклопов, *Eucyclops serrulatus*, *Macrocyclus albidus*, *Acanthocyclops vernalis*, *Daphnia pulex*, в нижнем – *Macrocyclus albidus*, науплиусы и копеподиты циклопов, *Eucyclops serrulatus*, *Simocephalus vetulus*, *Acroperus harpae*, *Daphnia pulex*.

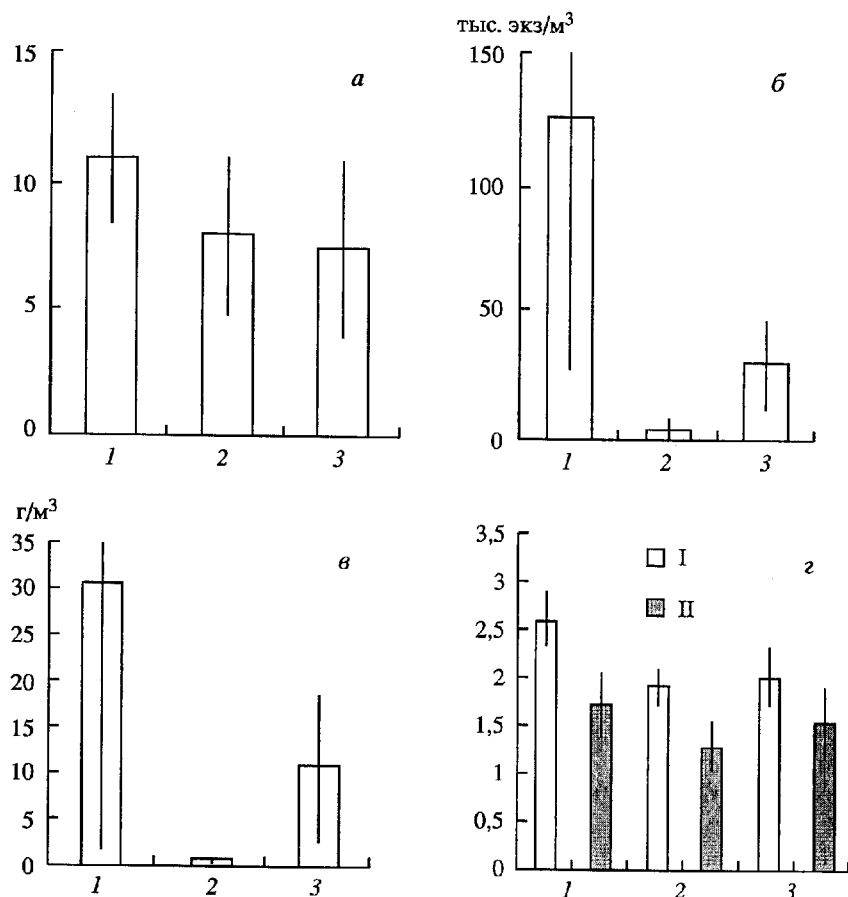


Рис. 40. Количественное обилие зоопланктона по продольному профилю р. Латки летом

Обозначения те же, что на рис. 36

Выравненность зоопланктона по численности увеличивалась на станциях с меньшим количеством органических веществ ($r = -0.65$), по биомассе – на станциях с высоким содержанием кислорода в воде ($r = -0.50$). Вследствие этого наибольшие величины индексов Шеннона отмечены в верхнем течении реки, однако для индексов, рассчитанных по биомассе, различия были незначительны (см. рис. 40, г).

В трофической структуре вниз по течению увеличивалось обилие первичных фильтраторов, добывающих пищу в толще воды, и снижалось обилие вертикаторов, вторичных фильтрато-

Физико-химические параметры воды осенью

Показатель	Участок течения		
	верхний	средний	нижний
Температура, °C	5.5	5.9	6.4
Скорость течения, м/с	0.004	0.04	0.09
O ₂ , мг/л	4.1	5.8	5.3
O ₂ , %	33.3	46.0	43.0
Перманганатная окисляемость, мг О/л	10.3	13.7	13.5
ХПК, мг О/л	34.3	32.5	25.8
БПК ₅ , мг О ₂ /л	8.1	12.6	4.6

ров и собирателей-эврифагов, добывающих пищу с поверхности субстрата, а также фитофильных первичных фильтраторов (см. табл. 68). Осенью, с одной стороны, в связи с увеличением атмосферных осадков возрастали уровень и расходы воды в реке, но, с другой, – активизация строительной деятельности бобров напротив, способствовала снижению скорости течения. В верхнем течении скорость течения составляла 0.002–0.08 м/с, в среднем – 0.001–0.1 м/с, в нижнем – 0.001–0.22 м/с. Увеличение содержания и насыщенности кислорода, как и в летний сезон, зафиксировано при возрастании скорости течения ($r = 0.82$; $r = 0.83$; $p < 0.05$ соответственно). Основные параметры воды представлены в табл. 69.

По числу видов достоверных отличий между зоопланктоном на разных участках течения не наблюдалось (рис. 41, а).

Минимальная численность зоопланктона в среднем течении реки достоверно повышалась в нижнем течении в 2.6 раза (см. рис. 41, б). Численность зоопланктона снижалась при увеличении содержания в воде кислорода ($r = -0.59$), т.е. опосредованно зависела от скорости течения.

Основу численности зоопланктона на всех участках составляли веслоногие ракообразные. Минимальное обилие клadoцер зарегистрировано в среднем течении при увеличении доли коловраток (табл. 70).

На участке верхнего течения доминировали *Macrocyclus albidus*, *Eucyclops serrulatus*, *Acanthocyclops vernalis*, науплиусы и копепоиды циклопов, *Simocephalus vetulus*, *Euchlanis dilatata*, *Lecane cornuta*, на участке среднего – *Macrocyclus albidus*, *Eucyclops serrulatus*, *Acanthocyclops vernalis*, науплиусы и копепоиды циклопов, *Euchlanis dilatata*, *Synchaeta pectinata*, *Mytilina*

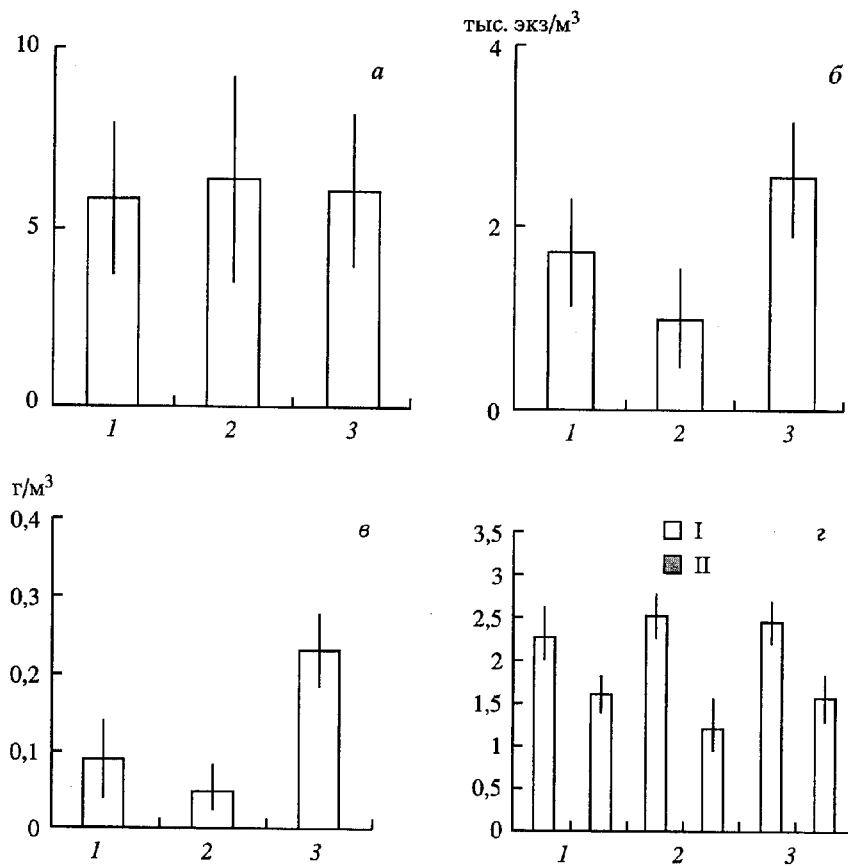


Рис. 41. Количественное обилие зоопланктона по продольному профилю р. Латки осенью

Обозначения те же, что на рис. 36

miconata, *Notholca acuminata*, *Daphnia pulex*, на участке нижнего – *Macrocyclus albidus*, *Eucyclops serrulatus*, науплиусы и копепоиды циклопов, *Simocephalus vetulus*, *Lecane cornuta*, *Keratella quadrata*, *Synchaeta pectinata*, *Polyarthra dolichoptera*.

Минимальные биомассы зоопланктона отмечены в верхнем и среднем течении реки, на нижнем она достоверно возростала – в 1.48 раз по сравнению с верхним и в 4.6 раз по сравнению со средним (см. рис. 41, в).

Минимальные биомассы зоопланктона отмечены в верхнем и среднем течении реки, на нижнем она достоверно возростала – в 1.48 раз по сравнению с верхним и в 4.6 раз по сравнению со средним (см. рис. 41, в).

Число видов, соотношение таксономических и экологических групп зоопланктона по продольному профилю р. Латки осенью ($n = 29$)

Показатель		Участок течения		
		верхний	средний	нижний
Число видов	Rotatoria	2.5 ± 0.8	2.9 ± 1.1	2.2 ± 1.3
	Copepoda	2 ± 0.6	2 ± 0.8	2.3 ± 1.0
	Cladocera	1.5 ± 1.1	1.4 ± 0.7	1.8 ± 0.9
Относительное обилие по численности, %	Rotatoria	23.1 ± 5.2	33.6 ± 3.6	18.5 ± 8.1
	Copepoda	58.6 ± 12.5	52.4 ± 10.5	53.4 ± 11.3
	Cladocera	18.8 ± 4.1	14.2 ± 3.2	29.1 ± 2.5
Относительное обилие по биомассе, %	Rotatoria	1.4 ± 2.1	12.5 ± 4.7	2.5 ± 1.6
	Copepoda	53.6 ± 5.1	52 ± 6.2	49.2 ± 3.8
	Cladocera	43.5 ± 3.9	36.5 ± 1.1	49.2 ± 2.9
Экогруппы, %	Плывание	7.1 ± 6.6	32.6 ± 11.2	14.5 ± 7.1
	Плывание + ползание, ползание + плавание	54.8 ± 9.6	25.6 ± 6.6	39.6 ± 7.2
	Плывание + прикрепление к субстрату	3.7 ± 2.9	0.0 ± 0.0	15.3 ± 5.1
	Смешанная группа ювенильных стадий циклопов	34.5 ± 9.7	36.8 ± 14.3	29.6 ± 11.5

На всех участках основу биомасс составляли веслоногие ракообразные, при этом в среднем течении доля кладоцер была достоверно меньше, а относительное обилие коловраток выше (см. табл. 70). Биомасса веслоногих ракообразных увеличивалась при снижении содержания кислорода ($r = -0.66$), а обилие ветвистоусых напрямую определялось скоростью течения ($r = -0.58$).

Среди доминирующих по биомассе видов в верхнем течении отмечены ювенильные стадии циклопов, *Eucyclops serrulatus*, *Macrocyclus albidus*, *Acanthocyclops vernalis*, *Simocephalus vetulus*, в среднем течении – *Acanthocyclops vernalis*, *Eucyclops serrulatus*, *Macrocyclus albidus*, *Acanthocyclops vernalis*, науплиусы и копепоиды Cyclopoidea, *Daphnia pulex*, на станциях нижнего течения – *Macrocyclus albidus*, *Acanthocyclops vernalis*, *Eucyclops serrulatus*, *Daphnia pulex*, *Simocephalus vetulus*.

Изменения выравненности зоопланктона определялись количеством легкоокисляющихся органических веществ ($r = 0.56$), поэтому в среднем течении из-за избыточного поступления сточ-

**Станции отбора проб в зарослях макрофитов по продольному профилю
малых рек**

Река	Станция	Расстояние от истока, км	Отноше- ние I/L	Участок
Маткома	д. Голодаяка	12	0.25	Верхний
	с. Зинкино	25	0.52	Средний
	выше с. Гаютино	32	0.67	Нижний
Звана	д. Жуково	27	0.49	Средний
	д. Григорово	46	0.84	Нижний
Андога	с. Никольское	96	0.68	"
	п. Фанерный завод	110	0.77	"
Ухтома	д. М. Фоминское	60	0.68	"
	с. Николо-Ухтома	74	0.84	"
Ухра	д. Солоникова	28	0.21	Верхний
	д. Токарево	40	0.30	"
	д. Взвоз	50	0.37	Средний
	д. Веретенново	78	0.58	"
	выше с. Арефино	86	0.64	"
	с. Избоищи	70	0.38	"
Кобожя	д. Кабожа	90	0.49	"
	с. Яковлевское	122	0.66	"
	с. Черенское	150	0.82	Нижний
Песь	д. Харчеха	120	0.83	"
	Ниже п. Сазоново	137	0.94	"
	Выше с. Вараксина	32	0.24	Верхний
Обнора	д. Маслово	86	0.63	Средний
	с. Рождественская слободка	106	0.78	Нижний
Соть	Выше д. Пустынь	10	0.07	Верхний
	д. Голосово	20	0.13	"
	д. Корхово	32	0.21	"
	д. Ерденово	55	0.36	Средний
Касть	д. Титово	76	0.50	"
	Выше с. Середя	18	0.21	Верхний
Мякса	д. Слободищи	25	0.30	"
	д. Степанцево	14	0.64	Средний
	с. Мякса	20	0.91	Нижний
Согожа	с. Андриюшино	70	0.54	Средний
	д. Кривое	85	0.66	"
Черная Веуч	с. Покровское	17	0.68	Нижний
	д. Савкино	26	0.87	"
Шулма	д. Семеновское	50	0.83	"
	с. Никольское	60	1.00	"
	д. Любегощи	30	0.43	Средний
Реня	д. Косодавлъ	40	0.57	"
	д. Люберь	48	0.69	Нижний
Казара	д. Заказарье	34	0.46	Средний
Чагода	с. Анисимово	112	0.46	"
	Ниже п. Чагода	132	0.55	"

ных вод сыродельного завода отмечены минимальные величины индексов Шеннона (см. рис. 41, 2).

В трофической структуре зоопланктона в верхнем течении реки доминировали ползающе-плавающие собиратели фито-, детрито- и эврифаги (см. табл. 70). В среднем течении их доля сокращалась при увеличении обилия вертикаторов и первичных фильтраторов, добывающих пищу в толще воды. В нижнем течении преобладали ползающе-плавающие собиратели фито-, детрито- и эврифаги, а также фитофильные первичные фильтраторы.

Следовательно, весной и летом наибольшим количественным обилием отличался зоопланктон верхнего участка течения р. Латки. Осенью, в связи с активной строительной деятельности бобров, максимальные численность и биомасса зоопланктона отмечены в нижнем течении. Наиболее значимое влияние на видовой состав животного планктона оказывали уменьшение проточности вследствие создания бобровых прудов на участках нижнего и среднего течений, а также избыточное поступление органических веществ со сточными водами сыродельного завода в среднем течении реки.

8.3. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА ЗАРОСЛЕЙ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ ПО ПРОДОЛЬНОМУ ПРОФИЛЮ МАЛЫХ РЕК

Динамика зарастания водных и прибрежно-водных биотопов изменяется при антропогенных нарушениях на площадях водосборов или под влиянием источников загрязнения (стоки с ферм, предприятий по переработке сельхозпродуктов). С другой стороны, растения сами выступают в роли фактора нарушения потока, изменяя его гидрологический (Колбовский, 1993; Butcher, 1932) и гидробиологический режим (Жгарева, 2001; Butcher, 1932; Hynes, 1972).

Выше (раздел 6.2.1) было показано, что количественное обилие зоопланктона зарослей макрофитов малых рек не имеет отличий на быстро- и медленнотекущих участках и не зависит от длины водотоков. При этом некоторые элементы видового состава зоопланктона определяются скоростью течения, общей степенью зарастания, а также зарастанием гидрофитами или гелофитами.

При синтезе концепции речного континуума и динамики пятен (Богатов, 1994; Townsend, 1989) указывалось, что количественное обилие сообществ гидробионтов в идентичных "пятнах"

Таблица 72

Видового состава зоопланктона зарослей макрофитов по продольному профилю рек

Показатель	Участок течения		
	верхний	средний	нижний
Число видов Rotatoria	2 ± 0.67	2 ± 1.38	2 ± 0.41
Copepoda	2 ± 0.68	2 ± 1.88	2.44 ± 0.54
Cladocera	8 ± 2.35	7 ± 5.11	7 ± 1.68
Численность Rotatoria, экз/м ³	4691 ± 3421	6320 ± 1934	4385 ± 8095
Copepoda	7882 ± 5726	5197 ± 2471	2726 ± 4425
Cladocera	11520 ± 12108	9013 ± 3627	5386 ± 7346
Доля Rotatoria от общей численности, %	30.5 ± 25.0	32.6 ± 17.4	15.2 ± 27.5
Copepoda	33.9 ± 20.6	26.6 ± 16.9	9.8 ± 33.0
Cladocera	35.6 ± 23.1	40.8 ± 26.6	14.2 ± 39.4
Биомасса Rotatoria, г/м ³	0.018 ± 0.015	0.01 ± 0.006	0.01 ± 0.02
Copepoda	0.21 ± 0.16	0.10 ± 0.05	0.05 ± 0.08
Cladocera	0.84 ± 0.84	0.67 ± 0.08	0.59 ± 0.52
Доля Rotatoria от общей биомассы, %	10.1 ± 14.5	12.6 ± 11.7	13.3 ± 9.1
Copepoda	34.6 ± 23.2	29.9 ± 18.2	11.7 ± 32.8
Cladocera	55.3 ± 26.6	57.5 ± 42.1	15.3 ± 58.0

(образованных в результате одинаковых нарушений) будет зависеть от накопленного органического материала, морфометрии участков и т.д., т.е. от характеристик, закономерно изменяющихся по продольному профилю реки.

Для того чтобы проверить справедливость этого положения для зоопланктона малых рек, изучали зоопланктон зарослей на различных участках 18 малых рек. Пробы были собраны в июле 2001 г. на 44 участках (табл. 71), приуроченных к различным участкам течения – верхнему ($n = 9$), среднему ($n = 19$) и нижнему ($n = 16$). Независимо от степени зарастания участка пробы отбирали среди зарослей макрофитов.

Скорость течения на верхних, средних и нижних участках исследованных рек не имела достоверных отличий (рис. 42, а). Общая степень зарастания и степень зарастания гидрофитами были достоверно выше на верхних участках течения, по сравнению с нижними (см. рис. 42, б, в). Это подтверждают и отрицательные корреляционные связи между соотношением расстояния от истока до исследованного участка к общей длине водотока и степенью общего зарастания, а также зарастанием гидрофитами и ге-

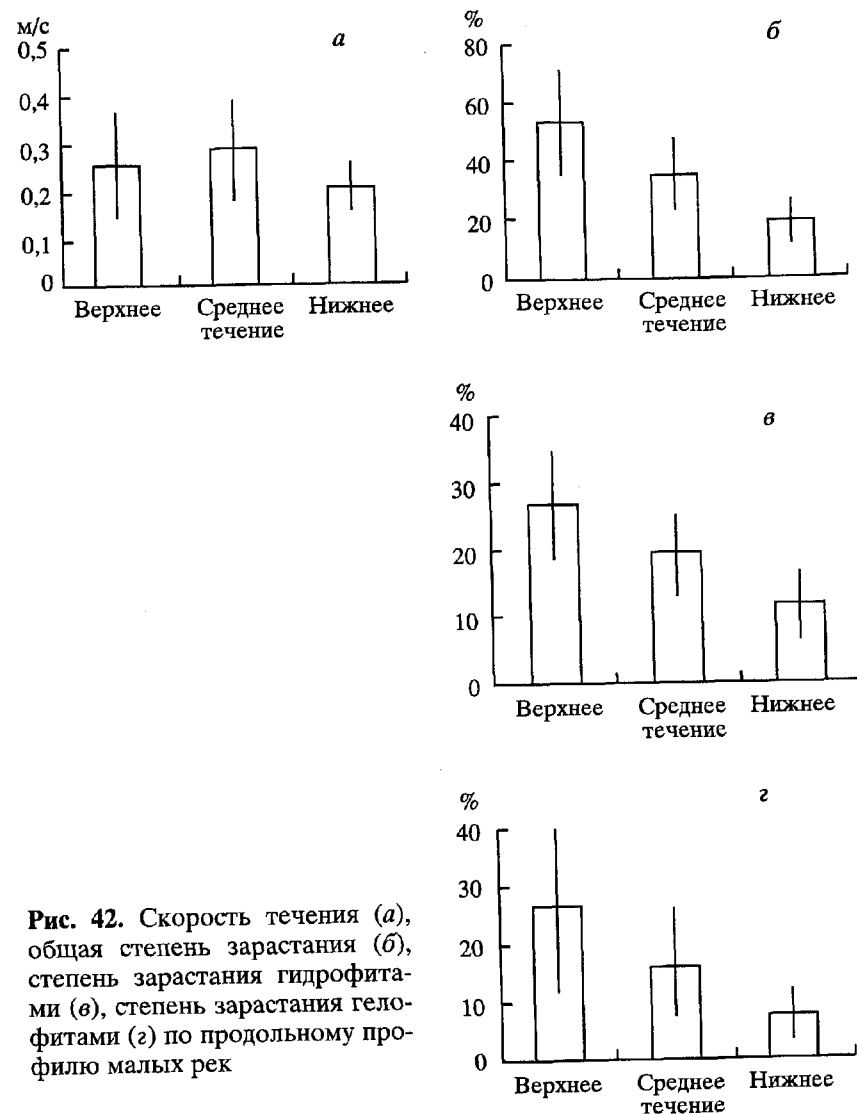


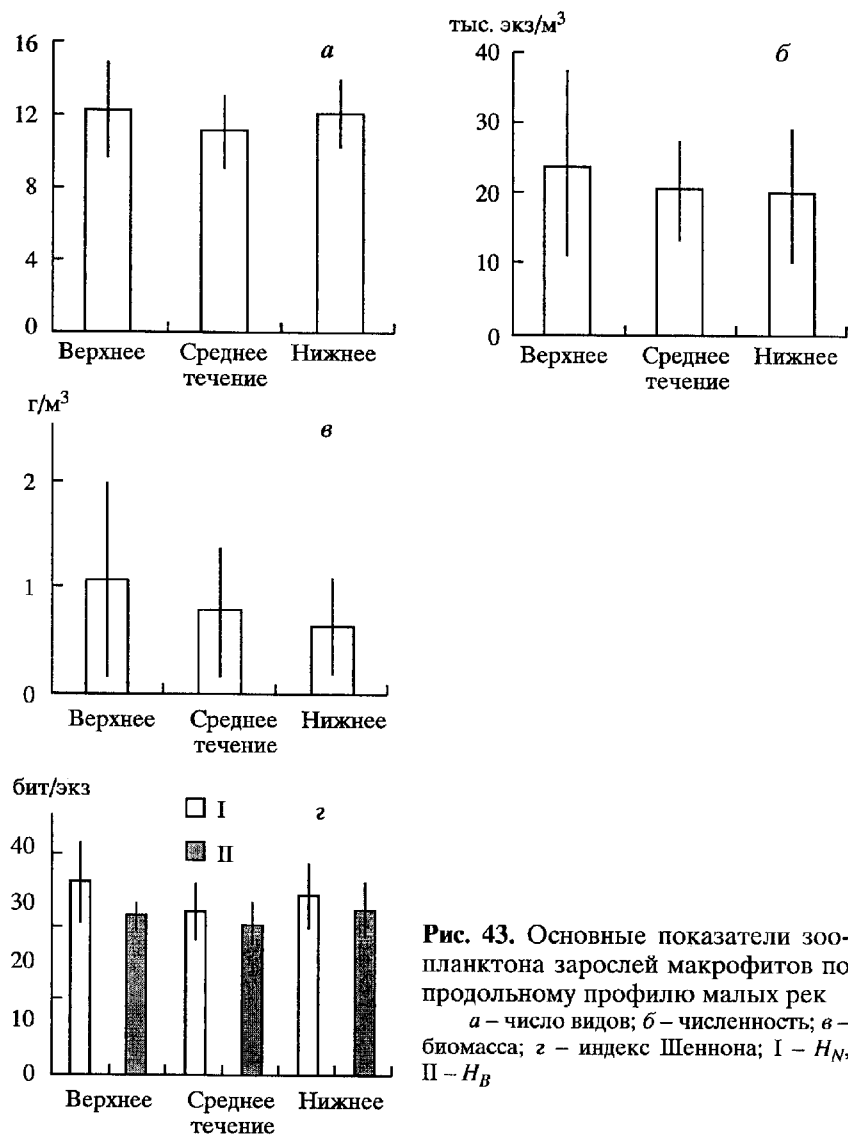
Рис. 42. Скорость течения (а), общая степень зарастания (б), степень зарастания гидрофитами (в), степень зарастания гелофитами (г) по продольному профилю малых рек

лофитами ($r = -0.56$; $r = -0.53$ и $r = -0.43$). Обилие гелофитов на различных участках течения малых рек достоверных отличий не имело (см. рис. 42, г).

Количественное обилие, выравненность (рис. 43, а–г), численность, биомасса и обилие отдельных таксономических групп не имели достоверных отличий на разных участках течения рек (табл. 72).

Видовой состав зоопланктона зарослей макрофитов быстротекущих участков

Показатель	Участок течения		
	верхний	средний	нижний
Скорость течения	0.39 ± 0.18	0.45 ± 0.18	0.32 ± 0.13
Общая степень зарастания	59.25 ± 35.38	36.33 ± 17.27	15.50 ± 11.01
Степень зарастания гидрофитами	30.00 ± 11.69	20.00 ± 9.11	12.00 ± 8.41
Степень зарастания гелофитами	29.25 ± 32.70	16.33 ± 15.60	3.50 ± 5.08
Число видов Rotatoria	2 ± 0.008	2 ± 0.56	2 ± 0.68
Copepoda	2 ± 1.59	2 ± 0.92	3 ± 1.04
Cladocera	7 ± 6.54	5 ± 2.34	7 ± 2.83
Всего	12 ± 7.94	9 ± 2.79	11 ± 2.26
Численность, экз/м ³			
Rotatoria	4150 ± 6857	8720 ± 9139	2360 ± 4481
Copepoda	6740 ± 9692	4002 ± 3830	6032 ± 4529
Cladocera	$13\ 665 \pm 37\ 123$	4124 ± 4772	7560 ± 11381
Общая численность, экз/м ³	$24\ 555 \pm 39\ 370$	$16\ 846 \pm 8083$	$15\ 952 \pm 11\ 630$
Доля от общей численности, %			
Rotatoria	33.2 ± 62.6	43.9 ± 30.1	20.3 ± 31.0
Copepoda	33.6 ± 58.9	28.7 ± 19.9	39.2 ± 34.0
Cladocera	33.1 ± 53.3	27.3 ± 23.2	40.3 ± 40.2
Биомасса, г/м ³			
Rotatoria	0.015 ± 0.013	0.026 ± 0.024	0.006 ± 0.01
Copepoda	0.22 ± 0.42	0.10 ± 0.09	0.14 ± 0.20
Cladocera	0.79 ± 2.24	0.29 ± 0.38	0.84 ± 1.71
Биомасса, всего	1.02 ± 2.61	0.41 ± 0.40	0.98 ± 1.68
Доля от общей биомассы, %			
Rotatoria	14.4 ± 42.2	23.0 ± 29.5	3.0 ± 7.7
Copepoda	34.7 ± 56.2	37.3 ± 23.7	34.7 ± 45.3
Cladocera	50.9 ± 58.9	39.7 ± 27.7	62.3 ± 50.3
H_N	2.44 ± 1.58	2.01 ± 0.79	2.68 ± 0.50
H_B	2.15 ± 0.39	1.84 ± 0.55	2.00 ± 1.15



При этом существовала зависимость между биомассой веслоногих ракообразных и величиной соотношения расстояния удаления изучаемого участка от истока к общей длине реки ($r = -0.36$). Особенно ярко эта зависимость проявлялась при анализе медленнотекущих участков ($r = -0.49$). На быстротекущих участках чис-

ло видов коловраток зависело от степени удаления биотопа от истока ($r = -0.56$).

Точно так же не выявлено достоверных отличий в количественном обилии зоопланктона на быстротекущих и на медленнотекущих участках верхнего, среднего и нижнего течения исследованных рек (табл. 73, 74).

Таким образом, заросли макрофитов создают условия для

Таблица 74

**Видовой состав зоопланктона зарослей макрофитов
медленнотекущих участков**

Показатель	Участок течения		
	верхний	средний	нижний
Скорость течения	0.15 ± 0.04	0.14 ± 0.04	0.15 ± 0.03
Общая степень зарастания	47.40 ± 33.65	30.95 ± 19.97	20.45 ± 12.00
Степень зарастания гидрофитами	23.30 ± 16.10	16.00 ± 9.19	10.95 ± 7.14
Степень зарастания гелофитами	24.10 ± 26.59	14.95 ± 13.68	9.50 ± 6.40
Число видов Rotatoria	2 ± 1.42	2 ± 0.63	2 ± 0.96
Copepoda	2 ± 1.11	2 ± 0.70	2 ± 0.61
Cladocera	8 ± 2.86	8 ± 2.27	7 ± 2.61
Всего	12 ± 2.69	12 ± 2.87	12 ± 2.76
Численность, экз/м ³ Rotatoria	5124 ± 6228	3927 ± 3471	10 701 ± 15 271
Copepoda	8796 ± 11 162	5749 ± 4156	3694 ± 2208
Cladocera	9804 ± 11 090	12 281 ± 8684	7249 ± 5967
Общая численность, экз/м ³	23 724 ± 14 678	21 958 ± 12016	21 645 ± 15 144
Доля от общей численности, % Rotatoria	28.3 ± 38.1	25.0 ± 13.6	30.8 ± 23.4
Copepoda	34.1 ± 24.9	24.0 ± 9.5	30.2 ± 18.6
Cladocera	37.5 ± 38.3	50.9 ± 15.9	38.9 ± 24.3
Биомасса, г/м ³ Rotatoria	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01	0.02 ± 0.03
Copepoda	0.20 ± 0.24	0.10 ± 0.06	0.05 ± 0.03
Cladocera	0.87 ± 1.18	0.93 ± 1.03	0.38 ± 0.36
Биомасса, всего	1.08 ± 1.21	1.03 ± 1.06	0.45 ± 0.35
Доля от общей биомассы, % Rotatoria	6.7 ± 15.3	3.29 ± 2.20	11.9 ± 14.7
Copepoda	34.5 ± 36.9	22.3 ± 10.1	32.0 ± 20.4
Cladocera	58.8 ± 45.2	74.4 ± 10.7	56.1 ± 27.2
H_N	2.74 ± 0.76	2.42 ± 0.43	2.35 ± 0.66
H_B	2.13 ± 0.43	2.24 ± 0.34	2.30 ± 0.44

формирования зоопланктона, обилие которого не зависит от местоположения биотопа по продольному профилю малых рек. Отдельные элементы видового состава зоопланктона, в частности, численность веслоногих ракообразных и число видов коловраток, зависят от удаленности биотопа от истока.

8.4. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА ПО ПРОДОЛЬНОМУ ПРОФИЛЮ РЕК, ЗАСЕЛЕННЫХ БОБРАМИ

Р. Найман с соавторами (Naiman et al., 1986) попытались создать концептуальную модель первоначального (аборигенного) речного континуума, обязательным элементом которого является наличие бобра. Они показали, что главное отличие речного континуума в присутствии бобров состоит в наличии определенного количества открытых участков без лесного полога, в дополнительном поступлении в водоем значительного количества древесины, в увеличении разнообразия местообитаний.

С целью выявления закономерностей распределения зоопланктона двух малых рек, заселенных бобрами, в зависимости от стратегии их освоения, были собраны материалы на двух водотоках – р. Земле (Брянская обл., ГЗ “Брянский лес”) и р. Чимсоре (Вологодская обл., Дарвинский государственный заповедник). Для выявления закономерностей формирования видового состава зоопланктона в прудах в зависимости от их местоположения в каскаде и на участке течения реки был проанализирован зоопланктон 25 прудов шести малых рек на территории ДГЗ.

Река Земля – приток 1-го порядка р. Неруссы. Осенью 1995 г. на реке было учтено семь бобровых поселений. Особенность распределения бобровых поселений – достаточно четкие границы между ними. Одно поселение от другого отделялось буферным участком длиной 1–3 км. На этих участках не было отмечено никаких следов прежнего обитания бобров. Длительность воздействия бобра на речные системы была втрое больше, чем в Дарвинском заповеднике.

Строительная деятельность бобров отличалась активностью: в каждом поселении имелись каскады плотин, большие каналы, хатки и полухатки, по берегам многочисленные норы. Бобровые плотины на р. Земле представляли собой плоские земляные валы с перегнившими остатками древесины. Русло реки выражено слабо, берега пологие, поэтому воды бобровых прудов заливали участки поймы. Сбор материала проводили на 10 станциях: ст. 1 – контрольный участок (не преобразованный бобрами) в верхнем течении реки; станции 2–4 – каскад прудов в верхнем течении реки; станции 5–9 – каскад прудов в среднем течении реки (ст. 7 – заброшенный бобрами участок реки, поверхность воды которого была покрыта толстым слоем (5–10 см) творожистой массы цве-

Таблица 75

Видовое разнообразие зоопланктона
исследованных рек

Река	Станция	H_N	H_B
Земля	1	1.02	0.97
	2	3.01	0.41
	3	2.57	0.83
	4	2.82	1.36
	5	1.87	0.02
	6	1.24	0.30
	7	0.02	0.00
	8	2.82	0.73
	9	1.77	0.50
	10	1.44	0.05
Чимсора	1	0.98	0.001
	2	2.80	1.92
	3	2.41	1.07
	4	2.20	2.14

та ржавого железа неизвестного происхождения, 8 и 9 – мало посещаемые бобрами пруды); ст. 10 – верхний и единственный бобровый пруд в нижнем течении реки.

На р. Чимсоре бобры обитают с 1987 г. В четырех поселениях выстроено 22 плотины. Границы между поселениями смазаны: пруды соседних поселений сливаются, образуя на реке непрерывный каскад от верховьев до зоны подпора Рыбинского водохранилища. Плотины в большинстве своем короткие (4–5 м)

сложены из многочисленных ветвей, огрызков стволов, плохо промазаны грунтом, вода через них сочится. В отличие от р. Земли русло р. Чимсоры хорошо промыто и большинство прудов не затопливает пойму, а лишь поднимает уровень воды. Сбор материала проводили на четырех станциях, расположенных в верхнем, среднем, нижнем течении реки и в зоне выклинивания подпора речных вод.

В зоопланктоне р. Земли осенью 1995 г. зарегистрировано 34 вида (18 Rotatoria, 5 Copepoda и 11 Cladocera). Выявлены руководящие формы зоопланктеров, среди которых по численности и по биомассе доминировали *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia affinis*, по численности в число доминантов входили *Polyarthra vulgaris*, *Mytilina mucronata*, *Synchaeta pectinata*, *Conochilus unicornis*, по биомассе – *Simoccephalus vetulus*.

Величины индексов видового разнообразия свидетельствовали о высокой степени доминирования одного вида на эксплуатируемых бобрами участках реки (табл. 75).

Наименьшее число видов отмечено на самой верхней станции реки, не занятой бобрами – 4 вида и на ст. 7 – 1 вид, где наблюдался толстый слой творожистой смеси. Количество видов в бобровых прудах снижалось от верхнего течения к нижнему с 22 до 9. Снижение шло неравномерно: в каждом верхнем пруду одного бобрового поселения, число видов зоопланктеров достигало максимальных величин (рис. 44, а).

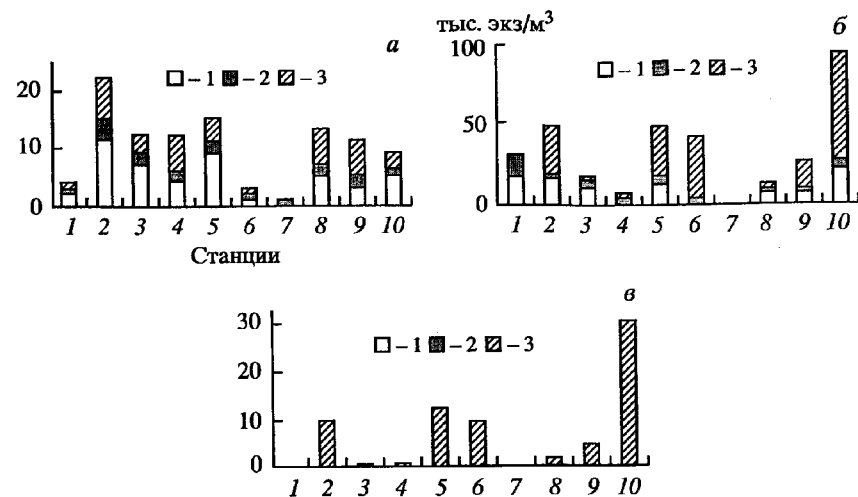


Рис. 44. Основные количественные характеристики зоопланктона р. Земли

а – количество видов, б – численность, в – биомасса. 1 – коловратки; 2 – веслоногие ракообразные; 3 – ветвистоусые ракообразные

Распределение зоопланктона по численности на различных участках было крайне неравномерным. Плотность организмов колебалась от единичных экземпляров на ст. 7 до 95 тыс. экз/м³ на ст. 10. Всего зарегистрировано три пика численности: в первых прудах участков верхнего, среднего и нижнего течения (рис. 44, б). В отличие от видового разнообразия нарастание численности организмов шло вниз по течению и достигало максимума на последней станции, расположенной, по существу, в устьевой области реки.

На участках, активно эксплуатируемых бобрами, доминировали представители Cladocera (от 55.5 до 95.6% от общей численности). На станциях, посещаемых бобрами, но расположенных либо выше, либо ниже основного пруда, численность Cladocera была примерно одного уровня с численностью Rotatoria. На участках, не испытывающих влияния бобров, доля Cladocera была минимальной (от 0.1 до 8.7%), а ведущее положение занимали коловратки (42.0–56.5%).

Пространственное распределение биомассы зоопланктона повторяло распределение численности: увеличивалось вниз по течению, достигая максимальной величины на последней станции – 30.6 г/м³, и давая “высыпки” на верхних прудах внутри участков верхнего и среднего течения (рис. 44, в). Основу зоопланк-

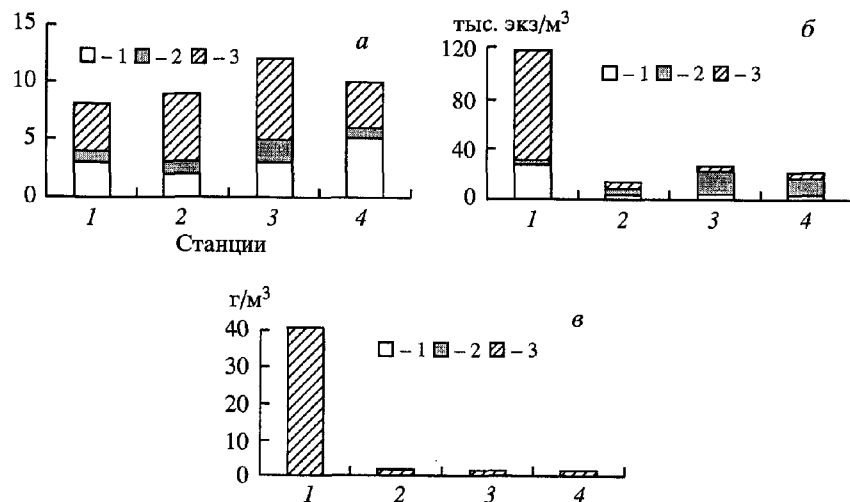


Рис. 45. Основные количественные характеристики видового состава зоопланктона р. Чимсоры

Обозначения те же, что на рис. 44

тона по биомассе на всех участках составляли ветвистоусые ракообразные (от 83.5 до 99.8% от общей). Исключение составлял лишь самый верхний участок реки, не испытывающий влияния жизнедеятельности бобров. Здесь ведущее положение занимали науплиусы и копепоиды *Cyclopoida* (74.9% от общей биомассы).

Осенний комплекс зоопланктона р. Чимсоры состоял из 17 видов (5 Rotatoria, 3 Copepoda и 9 Cladocera). По численности и биомассе доминировали *Daphnia longispina*, *Ceriodaphnia affinis*, а также науплиусы и копепоиды *Cyclopoida*; по численности доминировала *Polyarthra vulgaris*; по биомассе – *Simocephalus vetulus*, *Polyphemus pediculus*. Максимальное количество видов было отмечено на ст. 3 – 11 видов, минимальное – на ст. 1 – 8 видов (рис. 45, а). Величины индексов видового разнообразия снижались в прудах активной жизнедеятельности бобров (станции 1 и 3), где происходило увеличение степени доминирования одного вида.

Максимальная численность зафиксирована в верхнем пруду (ст. 1), на остальных участках она снижалась в среднем в 5.5 раз (см. рис. 45, б). Доминировали по численности на верхнем участке ветвистоусые ракообразные (75.6% от общей). Вниз по течению их доля уменьшалась и достигала минимума на последней станции (1.3% от общей). При этом за счет науплиусов и копепоидов возрастало обилие веслоногих ракообразных (до 46.0–65.0% от общей).

Наибольшая биомасса отмечена также на ст. 1, а на участках расположенных ниже происходило ее резкое сокращение: в среднем в 32 раза на ст. 2 и 3, и в 329 раз – на ст. 4 (см. рис. 45, в). Основу биомассы на всех участках составляли Cladocera.

Обилие зоопланктона в прудах определяется, на наш взгляд, тремя факторами: жизнедеятельностью бобров, местонахождением прудов внутри более крупных структур – участков верхнего, среднего и нижнего течения, а также степенью обособленности пруда. Причем чем более обособлен пруд, тем более он отличается от выше или ниже расположенных участков реки.

Особенно хорошо это видно на примере р. Земли, где достаточно обособлен был не только каждый пруд, но и каждое поселение на участках течения. Выявлялось “наложение” эффектов жизнедеятельности бобров и уровня накопления органического вещества в континууме реки. Наименьшие величины численности и биомассы характерны для бобрового пруда верхнего течения, а максимальные – бобрового пруда нижнего, по существу для устьевой области реки. То есть, характер распределения в этом случае полностью соответствовал концепции речного континуума (Vannote et al., 1980). Особо важно еще раз отметить, что концепции речного континуума и динамики пятен не всегда противоречат и не исключают друг друга (Богатов, 1994; Townsend, 1989).

Внутри каскада одного поселения на участках верхнего, среднего и нижнего течения р. Земли наибольшего обилия достигал зоопланктон на верхних активно эксплуатируемых прудах, что связано прежде всего с механическим препятствием стоку питательных веществ, метаболируемых бобрами и поступающих с верхних речных участков и площади водосбора.

Распределение зоопланктона по продольному профилю р. Чимсоры было сходно с внутрикаскадным распределением зоопланктона каждого поселения бобров в верхнем, среднем или нижнем течении р. Земли. Река Чимсора в 1995 г. представляла собой непрерывную единую цепь прудов. Мощное нарушение, произошедшее в результате строительной деятельности бобров, создало условия, при которых перекрывался эффект “нормального” распределения зоопланктона в континууме реки. На первый план выступал фактор жизнедеятельности бобров.

Такое положение характерно для зоопланктона бобровых прудов малых рек исследованных на территории ДГЗ. Здесь не было выявлено достоверной корреляции между различными характеристиками зоопланктона и местоположением бобровых прудов по продольному профилю рек ни в отдельные сезоны, ни за вегетационный период.

Таблица 76

Число видов, численность и биомасса зоопланктона пар прудов

Сезон	Первый пруд			Второй пруд		
	<i>S</i>	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>S</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
Весна	3	2.1	0.04	4	2.6	0.03
	5	3.5	0.02	5	3.8	0.02
	2	1.6	0.06	3	1.2	0.04
	6	2.0	0.01	5	1.5	0.005
	4	1.9	0.06	4	1.9	0.05
Лето	9	51.9	17.19	7	30.2	6.3
	6	32.3	44.60	5	11.8	10.2
	12	118.2	55.20	8	58.4	11.5
	17	133.5	90.30	5	62.2	20.1
	5	200.4	180.60	5	56.9	50.4
Осень	9	25.0	11.08	6	10.6	5.4
	8	20.5	8.60	7	15.2	3.1
	12	33.6	15.20	7	12.7	4.8
	6	55.2	22.10	6	13.3	10.2
	11	17.5	6.10	6	9.8	3.2

Примечания. *S* – число видов; *N* – численность, тыс. экз/м³; *B* – биомасса, г/м³.

Чем можно объяснить такие результаты? Концепция речного континуума предполагает, что на наиболее проточных участках рек под пологом леса сообщества наименее развиты (Vannote et al., 1980). Жизнедеятельность бобров способствует замедлению проточности, увеличению освещенности участка реки вследствие активной грызущей деятельности и гибели подтопленных деревьев, вследствие чего участок реки становится шире, изменяется его температурный режим, сообщества организмов не затенены и зависят не только от аллохтонной органики, но и от первичной продукции водных макрофитов, водорослей и микроорганизмов. Такие изменения с равной вероятностью происходят на всех участках, независимо от того, в верхнем, среднем или нижнем течении реки возникает бобровый пруд.

Интерес представляет факт наибольшего количественного обилия зоопланктона в верхних прудах каскада по сравнению с зоопланктоном прудов, расположенных ниже. Для проверки справедливости этого явления нами были проанализированы данные по численности и биомассе пяти пар слабопроточных прудов (табл. 76).

В весенний период по числу видов лишь в одном случае первенствовал первый в каскаде пруд и в одном случае – второй. Более

высокая плотность зоопланктона в первых прудах каскадов (в 1.3 раза) и во вторых (в 1.1–1.2 раза) наблюдалась с равной вероятностью. По биомассе в четырех случаях первенствовали первые в каскаде пруды (в 1.2–2.0 раза). Такое распределение зоопланктона в каскаде из двух прудов наблюдается из-за их меньшей обособленности вследствие максимальной проточности в весенний сезон.

Летом наибольшее число видов отмечалось на вторых в каскаде прудах (в 1.2–3.4 раза). Численность и биомасса в первых прудах каскада всегда была больше, чем во вторых (в 1.7–3.5 и 2.8–4.8 раз соответственно).

Осенью картина распределения зоопланктона была такой же, как и летом: по числу видов первенствовали вторые в каскаде пруды (в 1.1–1.8 раз), по численности и биомассе – первые пруды (в 1.3–4.1 и 1.9–3.1 раз соответственно).

Характер такого распределения летом и осенью может объясняться реакцией зоопланктона на эвтрофирование участка реки вследствие жизнедеятельности бобров. В первую очередь это выражается в увеличении количественного обилия и снижении видового разнообразия. И в данном случае наибольший пресс испытывают верхние в каскаде пруды, где аккумулируются не только продукты жизнедеятельности бобров, но и биогенные элементы, органические и минеральные вещества с водосбора.

В целом количественное обилие зоопланктона бобровых прудов не имеет достоверной зависимости от их местоположения по продольному профилю реки, однако в некоторых случаях могут отмечаться следующие закономерности.

- При наличии четких, достаточно удаленных друг от друга границ и строгого расположения поселений на участках верхнего, среднего и нижнего течения, гидрологические и морфометрические характеристики которых соответствуют закономерностям, описанным в концепции речного континуума, на формирование видового состава зоопланктона действует сумма факторов, создаваемых естественной структурой континуума и строительной деятельностью бобров.

- В случае сплошного зарегулирования реки непрерывным каскадом плотин происходит нарушение закономерностей распределения зоопланктона по продольному профилю, описанных в концепции речного континуума.

- Внутри каскада прудов в пределах одного поселения наибольшие численности и биомассы зоопланктона характерны для верхних прудов, особенно летом и осенью – сезоны, когда пруды каскада максимально обособлены. По числу видов в каскаде первенствует зоопланктон нижних прудов.

8.5. ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ПО ПРОДОЛЬНОМУ ПРОФИЛЮ МАЛЫХ РЕК

Выше было показано, что распределение зоопланктона по продольному профилю малых рек в большинстве случаев отличается от закономерностей, описанных в концепции речного континуума, подразумевающей нарастание количественного обилия и качественного состава зоопланктона от верховий к участкам среднего и нижнего течений.

В весенний сезон наибольшего количественного обилия и качественного состава на изученных водотоках достигает зоопланктон верхних участков течения, минимальные показатели характерны для участков среднего течения.

В верхнем течении основу зоопланктона составляют ветвистые ракообразные, а в трофической структуре – организмы, добывающие пищу с поверхности субстрата, и смешанная группа ювенильных стадий циклопов. На участках среднего течения возрастает доля коловраток. На большинстве рек, как на р. Ильдь, это может быть обусловлено более высокой проточностью. На некоторых, как на р. Латке – дополнительно и влиянием сточных вод, что подтверждается снижением выравненности и высоким обилием в трофической структуре вертикаторов, добывающих пищу в толще воды – группы, характерной для начальных стадий сезонного развития зоопланктона при антропогенном эвтрофировании (Крылов, 1996 а, б, 2001).

Летом в количественном обилии зоопланктона первенство сохраняется за участками верхнего течения. Основу зоопланктона составляют веслоногие ракообразные. Увеличение обилия коловраток, отмеченное вниз по течению, на исследованных водотоках вызвано различными причинами. На р. Ильдь – залповыми сбросами сточных вод сыродельного завода и скоростью течения, на р. Латке – постоянным влиянием стоков сыродельного завода, на остальных – влиянием повышенных скоростей течения и затененностью. В трофической структуре на большинстве рек вниз по течению возрастает доля организмов, добывающих пищу с поверхности субстрата из-за более высоких скоростей течения. При активизации строительной деятельности бобров в среднем и нижнем течениях увеличивается доля первичных фильтраторов и вертикаторов, добывающих пищу в толще воды. Однако на реках, испытывающих постоянное влияние источников загрязнения, как на р. Латке, процессы антропогенного эвтрофирования

приводят к обеднению количественного обилия зоопланктона, снижению выравненности и трофического разнообразия.

Осенью на большинстве рек, как и на р. Ильди, максимальное обилие зоопланктона характерно для верхнего течения реки. Вниз по течению происходит постепенное снижение численности и биомассы зоопланктона. Причиной такого распределения может быть увеличение скоростей течения к низовьям, что вызывает повышение обилия кладоцер за счет вымывания форм, добывающих пищу с поверхности субстрата. На р. Латке максимальное количественное обилие зоопланктона наблюдается в нижнем течении, преобразованном бобрами в каскад прудов с “вкраплениями” проточных участков. Минимальная численность и биомасса зоопланктона отмечены на участке среднего течения, где, несмотря на активизацию строительной деятельности бобров (свидетельством чему высокое обилие первичных фильтраторов и вертикаторов), наблюдаются и последствия влияния сточных вод сыродельного завода (относительно высокая доля коловраток, снижение выравненности зоопланктона по биомассе).

Следовательно, на станциях верхнего течения, для которых характерны малые глубины и проточность, высокое обилие высших водных растений, резкие колебания уровня воды, наиболее ярко проявляются черты изменения типа распределения зоопланктона по продольному профилю рек, по сравнению с описанными в концепции речного континуума. Здесь наблюдается максимальное количественное обилие зоопланктона. Исключение составляет зоопланктон р. Латки в осенний период, когда наибольшее количество зоопланктона было отмечено на участке нижнего течения, вследствие активной строительной деятельности бобров.

В целом основные положения концепции речного континуума не приемлемы для большинства из изученных малых водотоков бассейна Верхней Волги. Антропогенные преобразования верховий произошли вследствие мелиорации долинных земель. Верховья большинства рек Верхневолжья привязаны к приподнятым котловинам озерного происхождения, которые в настоящее время представляют собой обширные болотные массивы. При осушении этих болот и последующем освоении торфяных залежей происходило отмирание истоков из-за общей просадки и перегрузки русел наносами, поступающими из магистральных каналов. Истоки рек отступают от водоразделов. По наблюдениям Е.Ю. Колбовского и А.М. Жихарева (2000) на месте русел в верхних течениях рек остается лишь увлажненная заросшая ложбина, само же русло прослеживается ныне только на расстоянии

7–15 км от своего бывшего истока. Поэтому современные верховья представляют собой цепи бочагов, соединенных между собой малопроточными заросшими участками.

Исторические низовья рек преобразованы при строительстве каскада водохранилищ, благодаря разлившимся водам р. Волги и образовавшимся зонам выклинивания речных вод. И лишь на современных участках среднего и нижнего течений отмечаются “вкрапления” отдельных фрагментов, имеющих “речной” классический вид. Но и здесь большие площади преобразованы активным освоением пахотных земель, сведением лесов на водосборах, наличием точечных источников промышленного и сельскохозяйственного производства. Кроме этого в настоящее время наблюдаются трансформации речных участков под влиянием деятельности бобров.

Концепция речного континуума создана для ненарушенных горно-предгорных водотоков, когда имеются четко выраженные креналь и ритраль. На равнинных малых реках пространственное распределение биотопов, подразумеваемое концепцией речного континуума, отсутствует, а обилие и распределение зоопланктона определяются главным образом антропогенным эвтрофированием и строительной деятельностью бобров, т.е. нарушениями. Возможно, что в бассейне Верхней Волги есть водотоки, где мозаика биотопов расположена “классическим” образом, однако в силу ряда объективных причин найти и изучить их не представилось возможности. Можно целиком согласиться с мнением, что (Бигон и др., 1989, с. 252): “...Подавляющее большинство экосистем земного шара (а теперь возможно и все) утратило свое первоначальное “идеальное” состояние в связи с деятельностью человека. Не исключено, что эколог, поставивший перед собой цель исследовать ненарушенное сообщество (например, девственный лес), потратит всю жизнь на его поиски”.

Нарушения как концепция давно признаны в экологии, но только в 80-е гг. прошлого века заняли центральное положение в изучении организации биоценозов. Нарушение – любое относительно дискретное во времени событие, которое разрушает экосистему, сообщество или популяционную структуру и изменяет ресурсы, доступность субстрата и физические условия среды (Resh et al., 1988). Нарушения и их последствия опровергают доминирующую парадигму экологической теории, которая допускает, что экосистемы находятся в равновесии (McIntosh, 1987). Нарушения традиционно рассматривались как необычное, нерегулярное событие, которое вызывает резкие изменения видового состава и трофической структуры естественных сообществ, вы-

водя их из статичных, близких к равновесию условий (Sousa, 1984). Однако это положение не применимо к рекам, потому что эти системы изначально не равновесны (Fisher, 1983). Существование сообщества речных систем контролируется в основном нарушениями.

Антропогенные и зоогенные нарушения на современном этапе (и не исключено, что во все времена в том или ином виде, глубине и интенсивности) выступают ведущими факторами развития сообществ гидробионтов равнинных малых рек. Они способствуют созданию специфичных биотопов, характеризующихся избытком органических и биогенных веществ, замедленной проточностью, малыми глубинами, повышенной зарастаемостью и специфичными сообществами гидробионтов.

Естественно-гидрологические нарушения – половодье, дождевые паводки – вслед за Г.В. Миншалем (Minshall, 1988) и В.В. Богатовым (1994) мы рассматриваем, как основные факторы, выполняющие ведущую роль в поддержании определенной степени упорядоченности зоопланктона лотических экосистем, что было показано нами в разделах 7.3.1 и 7.3.2.

Как писали многие исследователи (Pringle et al., 1988; Townsend, 1989), представление о реках как мозаике пятен создает новую перспективу исследований в лотических системах. И в данном случае наиболее приемлемо представление об организации зоопланктона малых рек с позиций концепции динамики пятен. Пятна в малых реках – биотопы, существующие разный временной интервал, имеющие отличительные гидрологические и гидрохимические режимы, в которых развиваются специфичные сообщества водных растений и животных.

Пятна способны выполнять роль рефугиумов. В большинстве исследований рефугиумами признаются пятна, в которых какие-либо виды, причем, как правило, редкие и “полезные”, способны переживать неблагоприятные возмущения – в частности, паводки или засуху (Resh et al., 1988; Pringle et al., 1988; Townsend, 1989). Однако любое пятно выполняет роль рефугиума. Например, участки контакта сточных и природных вод, где преобладают виды-индикаторы загрязнения. Река транспортирует эти организмы вниз по течению, и при наличии на нижележащих участках реки биотопа с повышенным содержанием органических, минеральных и биогенных веществ они вновь получают развитие.

Ранее было указано (раздел 8.4), что по одному из положений концепции динамики пятен для лотических систем уровень развития сообществ гидробионтов в пятнах будет зависеть от местоположения пятна в континууме. Это вполне логично, так как от-

клик системы на нарушение (например, на паводок) будет во многом определяться мощностью его воздействия, которое закономерно изменяется в зависимости от ширины и глубины русла, которые, в свою очередь, меняются от верхних к нижним участкам течения. Это справедливо в случаях влияния естественных гидрологических нарушений в ненарушенных реках, где пятнами признаются естественные рефугиумы. В различных реках в периоды паводков ими могут служить расщелины в скалах, относительно затишные участки русла, в периоды засухи – подрусловой поток или глубокие проточные ямы, пойменные водоемы (Богатов, 1994; 1995). Однако такая закономерность не проявляется в тех случаях, когда антропогенным или зоогенным нарушением создается долгое время существующее пятно, в котором присутствует или получает развитие некий системообразующий элемент. Например, при избыточной биогенной нагрузке наблюдается образование специфичных биотопов – зарослей макрофитов, выступающих в данном случае как системообразующий элемент для зоопланктона. При этом количественное обилие и качественный состав зоопланктона в зарослях макрофитов не зависит от их местоположения по продольному профилю реки, от ее длины и скорости течения (раздел 8.3).

Точно так же последствия сброса стоков различных предприятий, выступающие системообразующим внешним элементом, поддерживающим аллогенную сукцессию, приводят к одинаковым перестройкам в зоопланктоне, независимо от того, на каком участке течения происходит контакт сточных и природных вод. Однако при этом сила влияния точечных источников загрязнения, а также размер пятна, где будет формироваться зоопланктон, видовой состав и трофическая структура которого соответствует загрязненным и грязным участкам, зависят от скорости течения, ширины и глубины русла, как это происходит в сезоны с разными гидрологическими условиями (раздел 7.3.1).

При зоогенных нарушениях (в данном случае влиянии жизнедеятельности бобров) в речном потоке создаются специфичные дискретные образования – пруды. При четком распределении поселений на участках верхнего, среднего и нижнего течений может наблюдаться увеличение количественного обилия зоопланктона в прудах от верхнего участка течения к нижнему (раздел 8.4). Однако это, скорее, исключение, так как строительная и трофическая деятельность бобров кардинально изменяет освещенность, морфометрию и проточность отрезков реки на любом участке ее течения. Более того, активная строительная деятельность бобров способна превратить малую реку в непрерывный

каскад прудов. В этом случае распределение зоопланктона будет подчинено закономерностям, наблюдаемым внутри одного бобрового поселения – максимальное количественное обилие будет в верхнем пруду на участке верхнего течения, а максимальное видовое разнообразие в нижних прудах (раздел 8.4).

Следовательно, распределение зоопланктона по продольному профилю равнинных медленнотекущих малых рек бассейна Верхней Волги не соответствует закономерностям концепции речного континуума. Оно описывается концепцией динамики пятен и определяется антропогенными и зоогенными нарушениями, способствующими образованию специфичных биотопов. Уровень развития зоопланктона в них зависит от внешнего системообразующего элемента (зарослей макрофитов, постоянного органического и биогенного загрязнения, жизнедеятельности бобров) и не зависит от местоположения по продольному профилю водотоков.

ОРГАНИЗАЦИЯ И УСТОЙЧИВОСТЬ ЗООПЛАНКТОНА МАЛЫХ РЕК

Проведенные исследования позволяют рассмотреть основные принципы организации и устойчивости зоопланктона малых рек. Континуальность и дискретность явлений – два противоположных, объединенных в единое целое начала организации речных систем. Повышенная флуктуационная активность факторов среды в реках определяет специфический состав, функционирование и механизмы устойчивости сообществ гидробионтов.

Известно, что количественное обилие организмов при ограниченности ресурсов определяется конкуренцией, однако можно привести множество примеров, когда какие-либо нарушения (выпас скота, шторм, частые пожары) поддерживают относительно низкую численность сообществ, а ресурсы при этом не являются лимитирующим фактором (Бигон и др., 1989). Любая сила, меняющая направление своего действия, оттягивает, либо вовсе предотвращает наступление равновесия или стабильного исхода, прерывает процесс конкурентного исключения. В реках все процессы развития сообществ организмов, направленные на создание структурно-функционального порядка, систематически прерываются нарушениями.

Нарушения классифицированы по характеру происхождения – естественно-гидрологические (нарушения сроков и мощности половодья, дождевые паводки и засуха, образование наносов и др.), антропогенные (изменение морфометрии русла, сброс загрязняющих веществ и др.) и зоогенные (влияние жизнедеятельности ключевых видов водных и околотовных позвоночных животных). При этом важно отметить, что нарушения могут быть кратковременными (увеличение расходов воды вследствие дождевого паводка или залповый сброс загрязняющих веществ) и устойчивыми, когда внезапная перемена условий сопровождается последующим сохранением нового состояния (постоянный приток загрязняющих веществ, формирование зарослей макрофи-



тов, создание прудов или малых водохранилищ в результате деятельности человека или бобров).

Для зоопланктона малых рек характерно отсутствие жесткой пространственной организации, сочетание слабо и сильно заселенных участков – “биотических лакун” и “сгущений жизни”. Такой тип организации экосистем и комплексов организмов характерен для “раневых экотон”.

Понятие *раневые экотоны* было употреблено В.С. Залетаевым (1989, 19976). Этим термином обозначены нарушенные, переходные сообщества со смешанным составом видов растений и животных, представляющим собой реакцию на трансформирующее воздействие. Нужно сказать, что это определение идеально подходит для описания особенностей развития зоопланктона на малых реках, в той или иной степени испытывающих влияние основного трансформирующего фактора – проточности – на различных участках. К отдельным подсистемам речной системы (совокупности подсистем) в течение вегетационного периода не подходит понятие *экотон*, так как не во всякой из них наблюдается проявление краевого эффекта – основного признака, определяю-

щего наличие экотона. При этом для экотонов водных систем характерна пространственно-временная непостоянность (Харченко, 1991а), а для раневых экотонов может быть характерна и кратковременность существования (Залетаев, 1997б).

Биотические лакуны наблюдаются на стремнинах – быстро-текущих участках, характеризующихся повышенным расходом воды (раздел 6.1.5), а также в местах мощного влияния сточных вод на стадии угнетения со второй половины лета (раздел 7.1.4).

В малых реках организация зоопланктона достаточно упрощенная и относительно долгое время находящаяся в процессе становления, в отсутствие жестких облигатных связей и коадаптации организмов, неполноценности на фоне больших ресурсных возможностей среды, представляет хорошую возможность для экотонизации различных участков. С одной стороны, основной принцип экотонизации состоит в таком воздействии, при котором наиболее полно реализуются потенции среды обитания (изменение гидрологических характеристик вследствие строительства плотин или повышения степени зарастания макрофитами). В этом случае на каждом новообразованном участке возникает возможность самопроизвольного формирования очага средообразующих процессов, в которых и появляются *сгущения жизни*. С другой стороны, экотонизация может происходить в результате дополнительного аллогенного поступления питательных веществ, стимулирующих развитие зоопланктона (сточные воды предприятий, продукты метаболизма бобров).

Сгущения жизни могут носить характер как временных, так и постоянных экотонов. Примером временных экотонов могут служить различные участки реки. Среди них в первую очередь необходимо назвать зоны контакта сточных и природных вод, где в конце весны – начале лета регистрируется увеличение количественного обилия организмов вследствие стимулирующего влияния внешней органической и биогенной нагрузки. Затем на этих участках при снижении расходов воды наблюдается быстрая дигрессия, а зона сгущения смещается вниз по течению (раздел 7.1.4). Нестабильное существование участков с максимальным количественным обилием планктонных животных отмечено в экотонах зон контакта вод водохранилищ и речных вод. В весенний сезон, благодаря еще повышенной проточности реки, они расположены непосредственно в устье. В летний сезон при уменьшении степени проникновения речных вод, но еще при высоком уровне воды в водохранилище, участки, где зоопланктон максимально развит, смещаются на верхние границы зоны контакта. Осенью, когда наблюдается сработка уровня водохрани-

лища, быстрое снижение температуры воды на более мелких участках верхних границ зон контакта, а также некоторое увеличение проточности рек вследствие дождевых паводков, происходит смещение сгущений в устье (раздел 6.1.6).

Кроме краткого периода существования, при определенных условиях, сгущения, оказываются способными и к длительному существованию, что характерно для процесса изменения гидрологического и гидрохимического режима в результате строительной деятельности бобров (раздел 7.2).

В одних случаях сгущения состоят из немногих видов и образуются в условиях оптимума второго порядка, т.е. за счет видов, характерных для α -мезо- и полисапробных вод (например, коловратки родов *Brachionus*, *Trichocerca*, *Rotaria*) в местах поступления стоков (раздел 7.1). В других случаях сгущения отличаются повышенным видовым разнообразием за счет видов, не являющихся индикаторами сильной степени органической нагрузки. Это отличительное свойство бобровых прудов (раздел 7.2), а также зон контакта речных и водохранилищных вод (раздел 6.1.6).

Следовательно, развитие отдельных подсистем реки может идти в направлении экотонизации. Там регистрируется увеличение количественного обилия, наблюдается тенденция увеличения видового разнообразия, а видовой состав и трофическая структура соответствует ранним и средним стадиям сезонной сукцессии.

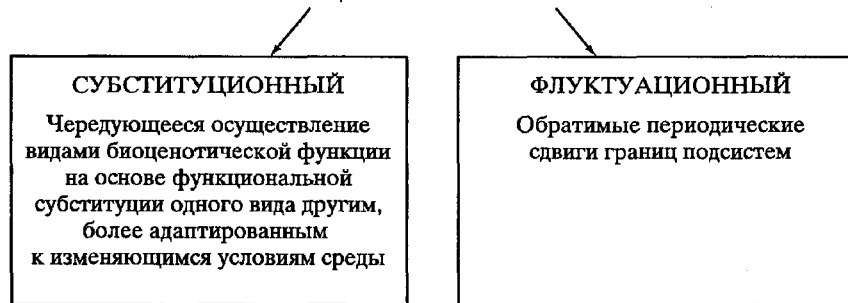
Что поддерживает отдельные системы реки на этих стадиях? Можно ли в целом систему реки признать *раневым экотоном*?

Реки долго существуют не как климаксовые, а как предклимаксовые (по Беклемишеву (1956) – суперклимаксовые) системы, удерживающиеся на уровне зрелой юности. Механизмом, в геологическом масштабе неопределенно долго поддерживающим систему реки на этом уровне, выступает импульсно-стабилизирующий фактор – весеннее половодье. С одной стороны этот фактор с определенной периодичностью возвращает систему на начальные стадии развития, с другой, служит “пусковым механизмом” началу нового цикла развития. Отсутствие весеннего половодья способно направить развитие любой речной подсистемы по иному пути, что наблюдалось нами в бобровых прудах (раздел 7.3.2). Кроме этого, импульсно-стабилизирующим фактором для зоопланктона различных участков реки служат летние и осенние дождевые паводки.

В малых реках наблюдаются два основных, перекрывающих и дополняющих друг друга, типа организации зоопланктона. Первый – субституционный тип организации; при таком типе организации близкие виды выступают как экологическая сумма.

Основная биоценотическая функция каждого вида осуществляется прерывисто на основе функциональной субституции одного вида другим, более адаптированным к изменившимся параметрам среды. Например, в условиях влияния источника избыточного поступления органических, минеральных, биогенных веществ зоопланктон постоянно изменяется. Одни группы и виды зоопланктеров, характерные для данного сезона и достигающие максимального развития, сменяются нехарактерными и малочисленными в данный сезон. Так, обычные в меженный период кладоцеры заменяются коловратками, или в летний сезон представители семейств Daphniidae и Bosminidae заменяются представителями сем. Chydoridae, в то время, как “в норме” их массовое развитие приурочено к осеннему сезону (раздел 7.1.4). Происходит закономерное чередование определенных фазовых состояний биоценоза, одновременно допускающее возврат к исходному состоянию или более ранней сукцессионной стадии (раздел 7.3.2). Именно осуществление принципа субституции одних основных видов-функционеров другими обеспечивает устойчивость системы в изменяющихся в результате влияния различных нарушений в условиях природной среды. Этот механизм создает эффект “настройки” системы к изменяющейся “тональности” ведущего фактора среды не за счет мобилизации индивидуальных адаптационных реакций организмов, а путем поочередного выдвигения разных, наиболее подходящих моменту видов.

ТИПЫ ОРГАНИЗАЦИЙ ЗООПЛАНКТОНА МАЛЫХ РЕК



Второй тип организации зоопланктона малых рек – флуктуационный, характеризуется обратимыми периодическими сдвигами границ подсистем. Суть его в том, что система реки гетерогенна и включает одновременно несколько подсистем. При разных фазах флуктуации условий подсистемы обнаруживают способность расширять площадь одной за счет другой, изменяя при смене фазы флуктуации направление сезонной сукцессии зоопланк-

тона. Это наблюдается при изменениях, связанных с увеличением или снижением скорости течения, вследствие чего регистрируется распространение загрязнения вниз по течению, либо его локализация (раздел 7.3.1), а также различия количественного обилия зоопланктона по продольному профилю бобровых прудов (раздел 7.2.4).

Следовательно, устойчивость видового состава и трофической структуры зоопланктона в пределах системы реки осуществляется путем внутренних сдвигов границ подсистем. При этом в биотопах, характеризующихся определенным набором гидрологических и гидрохимических характеристик, неблагоприятный период переживают различные виды. Так, крупные виды ветвистых ракообразных переживают неблагоприятные естественно-гидрологические нарушения в бобровых прудах, а затем транспортируются течением на различные участки реки, давая “вспышки” развития даже в местах контакта сточных и природных вод после дождевых паводков (раздел 7.3.1).

Изучив видовой состав и трофическую структуру животного планктона, малые реки можно определить как открытые неравновесные системы типа раневого экотона, в существовании которых основную роль играют нарушения. Для зоопланктона малых рек характерны два основных, перекрывающих и дополняющих друг друга, типа организации – субституционный и флуктуационный. Устойчивость зоопланктона малых рек поддерживается за счет высокой индивидуальной пластичности видов, среди которых много слабо специализированных, рудеральных. Этому также способствует возникновение условий *вторичного оптимума среды*. Зоопланктон способен к быстрой перестройке путем смены одних таксономических групп другими, быстрому возобновлению и развитию в условиях влияния любых факторов среды, благодаря чему животный планктон – это достаточно приспособленная для существования в экосистемах равнинных рек группа организмов.

ОСНОВНЫЕ ПОДХОДЫ К ОЦЕНКЕ КАЧЕСТВА ВОДЫ МАЛЫХ РЕК КАК СРЕДЫ ОБИТАНИЯ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ ПО ВИДОВОМУ СОСТАВУ И ТРОФИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ ЗООПЛАНКТОНА

Использование зоопланктона в качестве показателя процессов эвтрофирования, загрязнения и токсичности водных объектов имеет достаточно широкое применение. Был выполнен ряд ярких работ, хотя основные исследования проведены на водных объектах лимнического типа (Андроникова, 1980, 1996; Родионова, 1984; Ривьер, 1990, и др.). В последние десятилетия показатели видового состава животного планктона находят применение и при оценке экологической ситуации на малых водотоках (Иванова, 1976а, б; Кутикова, 1976; Крылов, 1993, 2001; Афанасьев, 2001а; Борисович, 2001; Карташева, 2001, и др.). При этом в некоторых исследованиях указывается и на сложности работы с этой группой организмов в связи с ее относительной количественной бедностью (Афанасьев, 2001б).

Сложности работы с зоопланктоном на водотоках возникают в нескольких случаях. Во-первых, при анализе быстротекущих участков или горных (предгорных) рек, во-вторых, при сравнении быстротекущих и медленнотекущих участков, в-третьих, при недоучете особенностей сезонного цикла сукцессии зоопланктона, в-четвертых, в том случае, когда при оценке качества природных вод исходят только из “водохозяйственного” направления и игнорируют “экологическое” (Балушкина, 2001). При “водохозяйственном” понимании качества воды исследователь ставит себя на место потребителя, который находится вне водоема, и его потребности основываются на пригодности воды для конкретных видов водопользования. Мы настаиваем, что при анализе не-

обходимо придерживаться “экологического” направления, при котором водный объект рассматривается в первую очередь как среда обитания гидробионтов. При таком подходе принимаются во внимание не только “внешние” по отношению к экосистеме факторы (промышленность, сельское хозяйство и т.д.), но и “внутренние” (абиотические и биотические компоненты). В таком случае при оценке состояния сообществ гидробионтов учитывается все многообразие факторов, каждый из которых в определенный момент может быть ведущим и определяющим (лимитирующим). Очень важно понять, что фактором, оказывающим влияние на изменение качества среды обитания и трансформацию населения животного планктона, может выступать и скорость течения, и деятельность водных и околоводных позвоночных, и т.д., а не только антропогенное загрязнение.

С учетом знания основных особенностей видового состава и трофической структуры зоопланктона в течение вегетационного периода оценка может проводиться в любой из сезонов, хотя наиболее ярко черты трансформации под влиянием факторов, изменяющих среду обитания, проявляются в моменты летней и осенней межени.

При выборе фоновых участков реки необходимо соблюдать несколько правил, во-первых, их гидрологические характеристики должны быть максимально сходными с изучаемым участком, во-вторых, на протяжении русла реки от фонового до участка, испытывающего влияние какого-либо нарушения, не должно быть притоков, плотин, а само расстояние не должно превышать 300 м (оптимально около 50–100 м).

Рассмотрим основные тенденции трансформации зоопланктона в условиях изменений качества воды как среды его обитания. Эти изменения могут быть вызваны различными режимами проточности, которые зависят как от естественной морфометрии реки, так и от деятельности человека, водных и околоводных животных (в частности *Castor fiber*).

Изменения режима проточности влияют на количество органических, минеральных и биогенных веществ, которое также определяется и избыточным поступлением со сточными водами различных предприятий, продуктами жизнедеятельности бобров. При этом реакция различных элементов видового состава и трофической структуры зоопланктона на воздействие различных по природе происхождения факторов имеет сходный характер.

Для изучения процессов трансформации сообществ гидробионтов анализируется их видовой состав – разнообразие видов, численность, биомасса, обилие таксономических групп, домини-

рующие виды. Кроме этого важную информацию несет и трофическая структура – соотношение численности ветвистоусых и численности веслоногих, индекс трофности и обилие экологических групп.

Количественное обилие животного планктона является важным критерием его состояния. При избыточном поступлении органических и биогенных веществ в результате хозяйственной деятельности человека весной и в начале лета отмечено увеличение численности и биомассы. Позднее, как и при поступлении токсичных стоков и увеличении проточности, наблюдается снижение количественного обилия.

Отличительной чертой влияния строительной и трофической деятельности бобров служит увеличение количественного обилия зоопланктона не только в течение всего вегетационного периода, но и ряда лет.

Важным критерием оценки состояния зоопланктона служит соотношение таксономических групп. Считается, что преобладание веслоногих ракообразных характеризует воды с наименьшей степенью органической нагрузки (Андроникова, 1996). Однако преобладание веслоногих ракообразных может быть вызвано увеличением проточности, т.к. они наиболее устойчивы к действию этого фактора. Доминирование *Sorperoda* может возникать весной за счет ювенильных стадий весной, которые поступают в поток из различных биотопов (затоны, старицы, заросли высших водных растений), так как фактически не способны сопротивляться течению (Липин, 1950). Доминирование веслоногих ракообразных отмечено и на грязных участках за счет видов-эврифагов, добывающих пищу с поверхности субстрата и способных переносить почти полное отсутствие кислорода (в частности *Euscyclops serrulatus*).

Способны переносить повышенные расходы воды и коловратки, массовое развитие которых зафиксировано также на поздних стадиях реакции зоопланктона на избыточное поступление биогенных и органических веществ.

Доминирование ветвистоусых ракообразных признак не только периода их фенологической фазы развития (летом), но и увеличения органической нагрузки. Так, при антропогенном поступлении избыточного количества органических и биогенных веществ на начальных этапах сукцессии (весной и в начале лета) развиваются крупные виды кладоцер (*Daphnia longispina*, *D. pulex* и др.), позднее – мелкие (*Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*). На конечных стадиях и по численности, и по биомассе они уступают первенство коловраткам. Под влиянием деятельности боб-

ров преобладание крупных видов ветвистоусых ракообразных отмечается на протяжении всего вегетационного периода и ряда лет наблюдений.

В связи с тем, что преобладание той или иной таксономической группы характерно для участков, испытывающих нарушения различной природы, важную дополнительную информацию можно получить при анализе доминирующих видов. На низкое качество среды обитания указывает на наличие среди доминантов видов-индикаторов загрязнения и эвтрофирования (*Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, коловраток родов *Brachionus*, *Rotaria*, *Trichocerca*, *Keratella*).

Для определения степени органического загрязнения используются показатели сапробности, рассчитанные методом Пантле–Букка (Pantle, Buck, 1955) в модификации Сладечека (Sladěček, 1973). Необходимо отметить, что в большинстве случаев максимальные величины индекса сапробности характерны лишь для локальных участков контакта сточных и речных вод. Определение сапробности основано на выяснении видового состава зоопланктеров. Для наиболее оптимальной характеристики необходимо проведение долговременных исследований с целью выяснения более полного списка видов.

На анализе видового состава основан и расчет индекса трофии (Мяэметс, 1980), по величине которого можно определить трофический тип водного объекта или его участка. Нужно сказать, что в водотоках в ходе сезонных изменений при эвтрофировании на начальных этапах сукцессии происходит увеличение индекса трофии, а затем его снижение. В зоопланктоне бобровых прудов индекс трофии всегда выше, чем на фоновых участках рек.

О состоянии животного планктона можно судить и по изменению числа видов. Неблагоприятные факторы среды – увеличение проточности, степени органической нагрузки вследствие антропогенного эвтрофирования, влияние деятельности бобров, токсическое загрязнение – приводят к уменьшению числа видов. Особенностью изменения числа видов под влиянием жизнедеятельности бобров является то, что число видов в бобровом пруду будет всегда выше, чем на фоновом речном участке. Однако с увеличением сроков эксплуатации прудов бобрами происходит снижение видового разнообразия по сравнению с начальным периодом.

К стандартным критериям качества воды как среды обитания относится индекс Шеннона. Наиболее неблагоприятными признаются те биотопы, на которых величина индекса меньше 2 бит/экз. Однако уменьшение значений этого индекса может

происходить в двух случаях: либо уже на стадии угнетения, либо в момент перестройки видового состава, когда наиболее чувствительные к загрязнению виды начинают исчезать, а развитие получают виды, способные существовать в условиях повышенной органической нагрузки. После замены одного комплекса видов другим зоопланктон вновь может быть выровнен, а величина индекса Шеннона будет превышать 2 бит/экз. Снижение индекса Шеннона наблюдается при увеличении сроков жизни бобрового пруда. На относительно проточных и зарастающих прудах его значения постоянно высокие.

Большое значение для характеристики качества среды обитания гидробионтов и состояния планктонных животных имеет анализ трофической структуры. Этот анализ проводится на основе подсчета величин отношения численности *Cladocera* к *Cyclopoida*, что отражает примерное соотношение мирных и хищных форм зоопланктеров. Известно, что эта величина резко возрастает при эвтрофировании (Андроникова, 1996; Крылов, 1996а). В отдельных случаях эвтрофирование вызывает и массовое развитие веслоногих ракообразных (Гиляров, Горелова, 1974; Камлюк, 1992; Драбкова, 1991; Бульон и др., 1998; Крылов, 1996а). Доминирование *Cyclopoida* определяется их способностью к каннибализму. По нашим данным увеличение $N_{Cladocera}/N_{Cyclopoida}$ в малых реках регистрируется лишь в начале лета – на первых этапах реакции на избыточное поступление биогенных и органических веществ. Строительная деятельность бобров вызывает стабильное увеличение отношения численности ветвистоусых к численности веслоногих как в течение вегетационного периода, так и в течение ряда лет жизни пруда (Крылов, 1996а, 2001, 2002б).

Одним из определяющих факторов развития как любого организма, так и сообществ организмов являются пищевые условия, в частности состав, количество пищи и место ее концентрации. Именно пищевые условия, а также место накопления органического вещества, изменяются при эвтрофировании водотоков. Для анализа трофической структуры можно провести анализ относительного количественного обилия экологических групп зоопланктеров. При усилении эвтрофирования возрастает роль групп организмов, добывающих пищу с поверхности субстрата (вторичных фильтраторов, вертикаторов, эврифагов, фито- и детритофагов и хищников), сокращается обилие групп организмов, добывающих пищу в толще воды (первичных фильтраторов, вертикаторов). Под влиянием жизнедеятельности бобров в животном планктоне в течение вегетационного сезона и в тече-

ние ряда лет жизни прудов наблюдается увеличение обилия форм планктеров, добывающих пищу в толще воды. При увеличении скоростей течения происходит повышение доли ползающе-плавающих и плавающе-ползающих групп за счет видов, вымываемых из зарослей макрофитов и придонных слоев. В “норме” к концу вегетационного периода увеличивается количество пищи на субстрате, и, следовательно, только к осени возрастает доля организмов, способных ее добывать.

Как следует из всего сказанного выше, только весь комплекс показателей способен отразить настоящее положение дел. При этом наиболее объективные данные можно получить при проведении сборов первичных материалов в течение всего вегетационного периода для выявления пространственного и временного распределения зоопланктеров и вод различного качества.

Для проведения оценки состояния зоопланктона и определения качества воды как среды обитания гидробионтов можно воспользоваться табл. 18, в которой представлены данные по видовому составу и трофической структуре зоопланктона фоновых биотопов, и табл. 39, в которой обозначены основные характеристики зоопланктона загрязняемых участков малых водотоков.

Полученные данные позволяют сделать вывод, что видовой состав и трофическая структура зоопланктона малых рек чутко реагируют на все многообразие факторов, характерных для водотоков. К ним относится избыточное поступление органических и биогенных веществ, которые, в свою очередь, зависят от комплекса естественно-гидрологических, антропогенных и зоогенных нарушений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение зоопланктона в практике гидробиологических исследований малых рек заслуживает значительно большего внимания, чем уделяется этому вопросу в настоящее время.

Малые реки – системы, отличающиеся разнообразием биотопов и высоким видовым разнообразием зоопланктона. На большинстве участков медленнотекущих равнинных малых рек бассейна Верхней Волги скорость течения редко превышает 0.2 м/с, а по продольному профилю водотоков многие из них имеют замедленный водообмен. Здесь происходит интенсивное развитие зоопланктона со специфичным видовым составом, формирующимся под влиянием сложного комплекса факторов. Скорость течения лимитирует формирование зоопланктона только в паводковые, послепаводковые периоды и на быстротекущих участках рек.

Для малых рек характерны частые изменения условий среды обитания, имеющие различные пространственно-временные характеристики. Это происходит в результате как естественных (связанных с особенностями русла реки и климатических особенностей вегетационного периода), так и антропогенных (эвтрофирование, загрязнение, зарегулирование русла) и зоогенных (жизнедеятельности бобров) процессов. Они в свою очередь определяют изменения в видовом составе зоопланктона, развитие быстро протекающих сукцессий, формирование новых, более упрощенных или более сложных комплексов организмов планктона. Поэтому для зоопланктона малых рек характерно отсутствие стабильной, однородной пространственной организации, сочетание “биотических лагун” и “сгущений жизни”.

Распределение зоопланктона по продольному профилю равнинных медленнотекущих малых рек описывается положениями концепции “динамики пятен” (Pringle et al., 1988; Townsend, 1989). Наиболее мощные и масштабные изменения среды обитания гидробионтов в малых реках происходят вследствие массового расселения бобров. Как показали исследования, в бобровых прудах формируются богатые комплексы организмов животного планктона за счет массового развития крупных видов ветвистоусых ракообразных. Это происходит не только из-за снижения скорости

течения, повышения содержания органических, биогенных и минеральных веществ, увеличения освещенности участков, но и в результате накопления продуктов жизнедеятельности бобров.

Зоопланктон малых рек представляет собой устойчивые группы организмов, существование которых поддерживается за счет субституционного и флуктуационного типа организации. Благодаря этому они способны к быстрой перестройке путем смены одних видов и таксономических групп другими, быстрому формированию и возобновлению после различного рода нарушений.

Зоопланктона малых рек – это комплекс организмов, показатели видового состава и трофической структуры которого могут быть использованы в разработке и решении актуальных проблем современной гидробиологии.

ЛИТЕРАТУРА

- Абакумов В.А. Антропогенное изменение природной среды и некоторые вопросы эволюции // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1987. Т. 10. С. 22–35.
- Абакумов В.А. Экологические модификации и развитие биоценозов // Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Л.: Гидрометеиздат, 1991. С. 8–40.
- Алекин О.А. Основы гидрохимии. Л., 1970. 444 с.
- Алексеевский Н.И., Евстигнеев В.М., Коронкевич Н.И., Ясинский С.В. Малые реки как объект исследования // Малые реки Волжского бассейна. М., 1998. С. 7–20.
- Алимов А.Ф. Структурно-функциональный подход к изучению сообществ водных животных // Экология. 1982. № 3. С. 45–51.
- Алимов А.Ф. Элементы функционирования водных экосистем. СПб.: Наука, 2001. 147 с.
- Алимов А.Ф., Бульон В.В., Озероцновская Н.Г., Умнова Л.П. Общая характеристика исследованных участков некоторых рек Ленинградской, Калининградской и Московской областей // Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976. С. 5–15.
- Амосов Д.В. Пигментные характеристики фитопланктона р. Меша (Республика Татарстан) // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти, 2001. С. 10.
- Андроникова И.Н. Изменения в сообществе зоопланктона в связи с процессом эвтрофирования // Эвтрофирование мезотрофного озера. Л., 1980. С. 173–180.
- Андроникова И.Н. Использование структурно-функциональных показателей зоопланктона в системе мониторинга // Гидробиологические исследования морских и пресных вод. Л., 1988. С. 47–53.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1989. 39 с.
- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Андроникова И.Н. Специфические черты и градиент количественных показателей зоопланктона в пределах экотона второго порядка (шхеры Ладожского озера) // Проблемы изучения краевых структур биоценозов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1997. С. 9.
- Андрушайтис Г.П., Мелберга А.Г., Родионов В.И., Цимдинь П.А. О применении экспресс-методов в мониторинге поверхностных вод //

- Проблемы фонового мониторинга состояния природной среды. Л.: Гидрометеиздат, 1984. Вып. 2. С. 103–106.
- Андрушайтис Г.П., Цимдинь П.А., Пареле Э.А., Даки Л.В. Экологическая индикация качества вод малых рек // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 59–65.
- Афанасьев С.А. Реакция гидробионтов на аварийные загрязнения горных рек // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти, 2001а. С. 14
- Афанасьев С.А. Биологическая оценка экологического состояния рек Закарпатья // Там же. 2001б. С. 15
- Балодис М.М. Бобр: Биология и место в природно-хозяйственном комплексе республики. Рига: Зинатен, 1990. 270 с.
- Балодис М.М., Цимдинь П.А. Возможная роль бобра в процессе самоочищения воды загрязненных мелиоративных каналов и малых рек // Влияние хозяйственной деятельности человека на популяции охотничьих животных и среду их обитания. Киров, 1980. Т. 2. С. 66–68.
- Балодис М.М., Цимдинь П.А. Бобры Латвии // Охота и охотничье хозяйство. 1981. № 12. С. 10–11.
- Балушкина Е.В. Критерии и методы оценки уровня антропогенной нагрузки и качества воды // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти, 2001. С. 19
- Барабаш-Никифоров И.И. Бобр и выхухоль как компоненты водно-берегового комплекса. Воронеж, 1950. 107 с. (Тр. Воронеж. гос. ун-та).
- Барина С.С., Крылов А.В. Экологическое состояние малых рек // Малые реки Волжского бассейна. М., 1998. С. 132–154.
- Беклемишев В.Н. Биоценозы реки и речной долины в составе животного покрова земли // Тр. ВГБО. 1956. Т. 7. С. 77–98.
- Бигон М., Харпер Д., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. 667 с.; Т. 2. 477 с.
- Бобров А.А. Флора и растительность водотоков Верхнего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 20 с.
- Бобров А.А., Папченков В.Г. Флора и интенсивность зарастания водотоков бассейна Рыбинского водохранилища в пределах Ярославской области // Четвертая Всерос. конф. по водным растениям: Тез. докл. Борок, 1995. С. 12–14.
- Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 1994. 218 с.
- Богатов В.В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Вестн. ДВО РАН. 1995а. № 3. С. 51–61.
- Богатов В.В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем // Современные проблемы гидроэкологии. СПб., 1995б. С. 14.
- Богдановский Г.А. Химическая экология. М.: Изд-во МГУ, 1994. 237 с.
- Борисович М.Г. Структурная организация зоопланктона прибрежных

- мелководий малых рек Куйбышевского водохранилища // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти, 2001. С. 34
- Боруцкий Е.В., Степанова Л.А. Определитель Calanoida пресных вод СССР. СПб., 1991. 503 с.
- Брагинский Л.П. Динамика прудового зоопланктона и ее изменения под влиянием удобрений. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1957. 17 с.
- Буллон В.В., Никулина В.Н., Павельева Е.Б. и др. Биологические взаимодействия в экосистеме потенциально эвтрофного озера // Докл. РАН. 1998. Т. 359, № 2. С. 65–66.
- Былинкина А.А., Петухова Л.А. Поступление соединений фосфора в Рыбинское водохранилище с местным стоком и сточными водами // Абиотические факторы биологического круговорота в водоемах. М.; Л.: Наука, 1971. С. 35–42.
- Былинкина А.А., Трифонова Н.А. Гидрохимический режим Угличского водохранилища и факторы его формирования // Фауна и биология пресноводных организмов. Л.: Наука, 1987. С. 45–54.
- Вайнштейн Б.А. Об оценке сходства между биоценозами // Биология, морфология и систематика водных организмов. Л.: Наука, 1976. С. 156–164.
- Вендров С.Л., Коронкевич Н.И., Субботин А.И. Проблемы малых рек // Вопр. географии. 1981. Вып. 118. С. 11–18.
- Водогрещкий В.Е. Антропогенное изменение стока малых рек. Л.: Гидрометеиздат, 1990. 176 с.
- Воронков Н.А. Коловратки Оки и сравнение Окского планктона с планктоном других русских рек // Дневник зоологического отделения Императорского общества любителей естествознания. М., 1909. Т. 3, № 10.
- Гак Д.З. Бактериопланктон и его роль в биологической продуктивности водохранилищ. М.: Наука, 1975. 251 с.
- Гидробиологический режим малых рек в условиях антропогенного воздействия. Рига: Зинатен, 1981. 166 с.
- Гидрохимический бюллетень: Материалы наблюдений за загрязненностью поверхностных вод на территории Верхне-Волжского управления гидрометслужбы. Горький, 1972, 1973, 1974, 1981, 1989.
- Гиляров А.М., Горелова Т.А. Корреляция между трофической структурой, видовым разнообразием и биомассой зоопланктона северных озер // Зоол. журн., 1974. Т. 53, вып. 1. С. 25–53.
- Головатюк Л.В., Зинченко Т.Д., Насыров Г.А. Состав и особенности структурной организации макрозообентоса малой реки Байтуган, памятника природы Самарской области // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти, 2001. С. 57.
- Голубков С.М. Влияние антропогенных факторов внешней среды на структурно-функциональную организацию речных систем // Там же. 2001. С. 60.
- Гончаров А.В. Фитопланктон малых рек Московского региона. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1994. 18 с.
- Гончаров А.В. Изменение состава и структуры фитопланктонного сообщества под влиянием ветровой деформации водной массы водохранилища // Материалы научной конференции. М.: Макс пресс, 2000. С. 35.
- Дегубадзе Ю.Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: Общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты, 2000. С. 35–50.
- Дежкин В.В., Дьяков Ю.В., Сафонов В.Г. Бобр. М.: Агропромиздат, 1986. 256 с.
- Деменник А.Л. Планктонные коловратки р. Неман и их участие в седиментации и деструкции органического вещества: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Минск, 1989. 24 с.
- Джуха И.Г. Особенности формирования русел малых рек // Проблемы морфодинамики. М.: МФГО, 1983а. С. 48–53.
- Джуха И.Г. Некоторые особенности малых рек Вологодской области в связи с их хозяйственным использованием // Там же. 1983б. С. 54–61.
- Драбкова В.Г. Проблема устойчивости озерных экосистем в условиях антропогенного воздействия // Антропогенные изменения экосистем малых озер. СПб., 1991. С. 13–17.
- Драчев С.М. Борьба с загрязнением рек, озер и водохранилищ промышленными и бытовыми стоками. М.; Л.: Наука, 1964. 272 с.
- Друцетис И.Ю., Рудзрога А.И. Фитопланктон // Биоценотическая структура малых рек. Бассейн реки Салаца. Рига: Зинатен, 1989. С. 59–70.
- Дудоров П.А. Биоэнергетические и другие соображения, важные в изучении влияния качества вод на рост рыбы // Влияние загрязняющих веществ на гидробионтов и экосистемы водоемов. Л.: Наука, 1979. С. 57–71.
- Дьяков Ю.В. Методы и техника количественного учета речных бобров // Тр. Воронеж. гос. заповедника. 1975. Вып. 21. С. 160–175.
- Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.
- Елизарова В.А. Зоопланктон как фактор скорости роста фитопланктона в мезотрофном водоеме // Ботан. журн. 2001. Т. 86, № 7. С. 53–61.
- Ермохин М.В. Некоторые критерии пространственного выделения маргинальных структур биоценозов в экотонах “вода-суша” в условиях малой реки // Проблемы изучения краевых структур биоценозов. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1997. С. 11–12.
- Ермохин М.В., Шляхтин Г.В. Критерии выделения, типология и перспективы исследования маргинальных структур биоценозов в переходной зоне вода-суша малых рек // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти, 2001. С. 80.

- Еришов Ю.В. Оценка загрязненности воды и грунтов Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища битумоидами и нефтепродуктами // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 12–19.
- Жгарева Н.Н. Фауна зарослей высших водных растений внутренних водоемов как экотонное сообщество // Проблемы изучения краевых структур биоценозов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1997. С. 14–15.
- Жгарева Н.Н. Высшая водная растительность и сообщества зарослей. Беспозвоночные // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. С. 168–171.
- Жихарев А.М. Водная растительность как фактор развития долино-речных комплексов (на примере малых рек Ярославского Верхневолжья) Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Ярославль, 2000. 22 с.
- Жохов А.Е., Тютин А.В., Пугачева М.Н., Цветков А.И. Разнообразие паразитов рыб на границе река-водохранилище // Проблемы изучения краевых структур биоценозов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1997. С. 14.
- Завьялов Н.А. Заселение, динамика численности и экология бобра в Дарвинском заповеднике // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 3. С. 10–15.
- Завьялов Н.А. Динамика численности и средообразующая деятельность речного бобра в Дарвинском заповеднике: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1999. 25 с.
- Завьялов Н.А., Бобров А.А. Роль бобра в преобразовании лесных фитоценозов Дарвинского заповедника // Заповедное дело. М., 1999. Вып. 4. С. 14–35.
- Залетаев В.С. Экологически дестабилизированная среда: (Экосистемы аридных зон в изменяющемся гидрологическом режиме). М.: Наука, 1989. 150 с.
- Залетаев В.С. Мировая сеть экотонов, ее функции в биосфере и роль в глобальных изменениях // Экотон в биосфере. М., 1997а. С. 77–89.
- Залетаев В.С. Структурная организация экотонов в контексте управления // Там же. 1997б. С. 11–29.
- Зарубов А.И. Верховья реки Гауя и их роль в формировании сообществ зоопланктона на водоемах Национального парка // Заповедники СССР – их настоящее и будущее. Новгород, 1990. Ч. 3. С. 54–57.
- Заславская М.Б. Химический состав речных вод // Малые реки Волжского бассейна. М., 1998. С. 118–124.
- Зимбалева Л.Н. Фитофильные беспозвоночные равнинных рек и водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1981. 216 с.
- Зимбалева Л.Н., Гусынская С.Л., Долинский В.Л., Плигин Ю.В. Экотон и биопродуктивность водохранилищ // VI съезд ВГБО. Мурманск, 1991. С. 168–169.
- Зинченко Т.Д. Хируномиды поверхностных вод бассейна Средней и Нижней Волги (Самарская область): Эколого-фаунистический обзор. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2002. 174 с.

- Иванова М.Б. Влияние загрязнения на планктонных ракообразных и возможности их использования для определения степени загрязнения рек // Методы биологического анализа пресных вод. Л., 1976а. С. 68–80.
- Иванова М.Б. Опыт оценки участия планктонных животных в процессах самоочищения воды (на примере зоопланктона прибрежных участков р. Ижоры) // Гидробиологические основы самоочищения вод. Л., 1976б. С. 36–42.
- Иконников Л.Б. Динамика берегов в нижних бьефах гидроузлов. М.: Наука, 1981. 75 с.
- Иоганзен Б.Г. Единство биоценоза и его биотопа // Журн. общ. биологии. 1965. Т. 26, № 1. С. 36–42.
- Камлюк Л.В. Закономерности функционирования зоопланктонного сообщества экосистем рыбоводных прудов: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Минск, 1992. 39 с.
- Карташева Н.В. Определение экологического состояния малых рек по показателям зоопланктона // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти, 2001. С. 95.
- Каширская Е.В. Пелофильная микрофауна экотона вода-суша рек Большой Иргиз и Еруслан // Экотон в биосфере. М., 1997. С. 233–240.
- Клайн Н.П. Оценка качества воды малых рек по содержанию хлорофилла "А" // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти, 2001. С. 96.
- Клайн Н.П., Виноградов Г.А. Оценка качества воды малых рек по содержанию хлорофилла // Биология внутр. вод. 2002. № 1. С. 56–61.
- Козловский С.В., Антонов П.И. Зональные особенности фауны рыб малых рек Самарской области // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти, 2001. С. 101.
- Колбовский Е.Ю. История и экология ландшафтов Ярославского Поволжья. Ярославль: ЯГПУ, 1993. 130 с.
- Колбовский Е.Ю. Долины малых рек как часть культурного ландшафта: Опыт историко-экологического исследования Верхневолжья // География и природ. ресурсы. 1994. № 4. С. 29–37.
- Колбовский Е.Ю., Жихарев А.М. Полевая экология: Изучаем малые реки. Ярославль, 2000. 100 с.
- Комулайн С.Ф. Формирование и функционирование фитоперифитона в реках. Петрозаводск: Карел. науч. центр РАН, 1999. 50 с.
- Копылов А.И., Крылова И.Н. Структура бактериопланктона Рыбинского водохранилища // Современное состояние экосистемы Рыбинского водохранилища. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 141–173.
- Кордэ Н.В. О зависимости между микробентосом и потамопланктоном // Тр. биол. станции "Борок". 1950. Вып. 1. С. 164–190.
- Коршун А.М. Оценка последствий антропогенного воздействия на примере речных экосистем России. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Ростов н/Д, 2000. 24 с.

Крапивный А.П. К вопросу о лабильности и индикаторных формах строительного стереотипа поведения бобров в Белоруссии. Рукопись. М., 1982. Деп. в ВИНТИ 17.03.87, № 1391-83ДЭП.

Круглова А.Н. Фауна ракообразных и коловраток рек бассейна Онежского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 1975. 22 с.

Крылов А.В. Зоопланктон и качество вод нижнего течения малых рек – притоков Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 1992. № 5. С. 38–46.

Крылов А.В. Зоопланктон и качество вод малой реки в условиях воздействия промышленных стоков // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 39–47. (Труды ИБВВ РАН; Вып. 69 (72)).

Крылов А.В. Зоопланктон малых рек в условиях антропогенного и естественного (зоогенного) эвтрофирования // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Петрозаводск, 1995. С. 143–144.

Крылов А.В. Зоопланктон малых рек: Развитие и распределение // Материалы VII съезда ВГБО РАН. Казань, 1996а. С. 132–134.

Крылов А.В. Экология малых рек Ярославского Поволжья. Ярославль, 1996б. 26 с.

Крылов А.В. Гетерогенность среды и состояние биологических ресурсов малых рек (на примере сообществ зоопланктона) // Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне Верхней Волги. Ярославль, 1999. С. 113–118.

Крылов А.В. Сравнительная характеристика развития зоопланктона малых рек в различных биотопах: (Контакт сточных и природных вод; контакт вод реки и водохранилища; жизнедеятельность бобров) // Труды Первого евро-американского конгресса по бобру. Казань, 2001. С. 158–166.

Крылов А.В. Изменение структурной организации зоопланктона малой реки в условиях различной проточности // Биология внутр. вод. 2002а. № 2. С. 51–54.

Крылов А.В. Влияние деятельности бобров как экологического фактора на зоопланктон малых рек // Экология. 2002б. № 5. С. 350–357.

Крылов А.В., Завьялов Н.А. Зоопланктон малой северной реки, заселенной бобрами // Гидробиологические исследования в заповедниках. М., 1996. С. 32–41.

Крылов А.В., Завьялов Н.А. Влияние строительной деятельности бобра (*Castor fiber*) на развитие сообществ зоопланктона малой северной реки (р. Искра, бассейн Рыбинского водохранилища) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. С. 3–7.

Крылов А.В., Завьялов Н.А. Роль весеннего половодья и дождевых паводков в развитии зоопланктона бобровых прудов // Экология. 2000. № 1. С. 24–27.

Крючкова Н.М. Структура сообществ зоопланктона в водоемах разного типа // Продукционно-гидробиологические исследования водных экосистем. Л., 1987. С. 184–198. (Тр. ЗИН АН СССР; Т. 165).

Кутикова Л.А. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука, 1970. 744 с.

Кутикова Л.А. Коловратки речного планктона как показатели качества воды // Методы биологического анализа пресных вод. Л.: Гидрометеиздат, 1976. С. 80–90.

Кутикова Л.А. Класс коловратки // Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 98–122.

Лебедев Ю.М. Что такое малая река? // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти, 2001. С. 154.

Легейда И.С., Долинский В.Л., Rogozhanskaya Т.Д. О влиянии бобров на гидрофауну // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23, № 6. С. 97–98.

Легейда И.С., Сергиенко А.И. О влиянии метаболитов бобра на буферные свойства воды и физико-химическое состояние поверхностных вод // Эколого-морфологические особенности животных и среда их обитания. Киев, 1981. С. 35–38.

Легейда И.С., Rogozhanskaya Т.Д. Зоопланктон мест обитания бобров // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 2. С. 16–21.

Левченко В.Ф., Старобогатов Я.И. Сукцессионные изменения и эволюция экосистем: (Некоторые вопросы эволюционной экологии) // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 5. С. 619–631.

Леопольд О. Календарь песчаного графства. М.: Мир, 1983. 248 с.

Липин А.Н. Пресные воды и их жизнь. М.: Учпедгиз, 1950. 320 с.

Малые реки. М., 1980. 221 с. (Вопр. географии; Вып. 118).

Мануйлова Е.Ф. Ветвистоусые рачки фауны СССР. М.; Л.: Наука, 1964. 327 с.

Маргалев Р. Облик биосферы. М.: Мир, 1992. 214 с.

Мережко А.И. Структура и характер взаимосвязей в основных компонентах экосистем малых рек // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21, № 6. С. 3–8.

Метелев В.В. Водная токсикология. М.: Колос, 1971. 98 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

Методика определения токсичности воды по смертности и изменению плодovitости цериодафний. Федеральный реестр (ФР) 1.39.2001.00286. М.: Акварос, 2001. 40 с.

Михайловский Г.Е., Пучков А.Н., Малиницкий С.В. Экологическое нормирование как концептуальная база экологической экспертизы // Экологические модификации и критерии экологического нормирования. Л.: Гидрометеиздат, 1991. С. 348–360.

Молотков В.Е., Сви́рский В.Г. Экологическая сукцессия, видовое разнообразие в сообществах зоопланктона прудовых экосистем в связи с их эвтрофикацией // Моделирование биологических сообществ. Владивосток, 1975. С. 54–61.

Монченко В.И. Шелепнороти циклоподі́бні циклопи (Cyclopidae). Киев, 1974. 452 с. (Фауна України: Вып. 27, № 3).

- Мордухай-Болтовская Э.Д. Материалы по распределению и сезонной динамике зоопланктона Рыбинского водохранилища // Тр. биол. станции "Борок". 1955. Вып. 2. С. 108–124.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Фауна беспозвоночных прибрежной зоны Рыбинского водохранилища // Природные ресурсы Молого-Шекснинской низины. Вологда, 1974. Ч. 3. С. 158–195. (Тр. ДГЗ; Вып. 12).
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Монаков А.Н. Распределение зоопланктона в Рыбинском водохранилище в весенний период // Биологические аспекты изучения водохранилищ. Л.: Наука, 1963. С. 78–90.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ривьер И.К. Беспозвоночные как показатели эвтрофирования водоемов // Научные основы контроля качества поверхностных вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат, 1977. С. 28–33.
- Муравейский С.Д. Животный планктон реки Керженца // Реки и озера. М.: Географгиз, 1960. С. 308–326.
- Мэгерран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 184 с.
- Мяэметс А.Х. Изменения зоопланктона // Антропогенное воздействие на малые озера. Л.: Наука, 1980. С. 54–64.
- Никаноров Н.А., Погребов В.Б., Рябова В.Н. Распределение зоопланктона в водотоке, заселенном бобром *Castor fiber* // Вестн. ЛГУ. Сер. 3. 1987. Вып. 3, № 17. С. 102–105.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Одум Ю. Экология. М.: Мир, 1986. Т. 2. 376 с.
- Оксиюк О.П., Жукинский В.Н., Брагинский Л.П. и др. Комплексная экологическая классификация качества поверхностных вод суши // Гидробиол. журн. 1993. Т. 29, № 4. С. 62–76.
- Олексив И.Т. Показатели качества природных вод с экологических позиций. Львов: Свит, 1992. 232 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 1. Низшие беспозвоночные. СПб., 1994. 394 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. СПб., 1995. 627 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: Гидрометеиздат, 1977. 511 с.
- Охапкин А.Г. Структура и сукцессии фитопланктона при зарегулировании речного стока (на примере р. Волги и ее притоков): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1997. 48 с.
- Охапкин А.Г. Структура и сукцессия речного фитопланктона // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти, 2001. С. 155.
- Охапкин А.Г. Состав и экология доминирующих видов фитопланктона водотоков и водоемов бассейна Средней Волги: Зеленые, эвгленовые, криптофитовые, динофитовые, золотистые и синезеленые водоросли // Биология внутр. вод. 2001. № 2. С. 70–78.
- Охапкин А.Г., Генкал С.И. Экология массовых видов диатомовых водорослей планктона водотоков бассейна Средней Волги: Виды родов *Aulacosira* Thw., *Melosira* Ag., *Cyclotella* Kütz., *Cyclostephanos* Round, *Skeletonema* Grev., пениатные диатомеи // Там же. 2001. № 1. С. 27–35.
- Охапкин А.Г., Юлова Г.А. Анализ динамических взаимодействий водохранилища и эвтрофированного притока по показателям видовой структуры фитопланктона // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тольятти, 1993. С. 112–113.
- Папченко В.Г. Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. 200 с.
- Ривьер И.К. Влияние стоков г. Череповца на зоопланктон Шекснинского плеса // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 42–58.
- Родионова Н.В. Биоиндикация качества воды по зоопланктону // Особенности формирования качества воды в разнотипных озерах Карельского перешейка. Л., 1984. С. 151–159.
- Россолимо Л.А. Антропогенное эвтрофирование водоемов. М.: ВИНТИ, 1975. Т. 2. С. 8–60.
- Рохмистров В.Л. Подземные воды Ярославского Поволжья // Тр. III Науч.-метод. конф. объединения географов и геологов педагогических институтов центральных областей европейской части РСФСР. Смоленск, 1966. С. 391–404.
- Рохмистров В.Л. Гидрологическая характеристика р. Солоницы в зоне подпора // Информ. бюл. ИБВВ. 1973. № 23. С. 57–59.
- Рохмистров В.Л. Водные ресурсы Ярославского Поволжья, их использование и охрана // Проблемы геоморфологии и гидрологии северной половины Русской равнины. Ярославль, 1976. Вып. 149. С. 46–60.
- Рохмистров В.Л. Задачи охраны и рационального использования водных ресурсов в условиях научно-технического прогресса // Охрана и рациональное использование внутренних вод центра и севера Русской равнины. Ярославль, 1986. С. 5–15.
- Рохмистров В.Л. Влияние структуры водного баланса малых рек на оценку их хозяйственного значения (на примере Ярославского Поволжья) // Природопользование таежной зоны СССР. Ярославль, 1988. С. 4–17.
- Рохмистров В.Л., Наумов С.С. Физико-географические закономерности распределения речной сети Ярославского Нечерноземья // Географические аспекты рационального природопользования в Верхневолжском Нечерноземье. Ярославль: ЯГПИ, 1984. С. 53–64.
- Рыбинское водохранилище. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Рылов В.М. Сулоройда пресных вод. М., 1948. 320 с. (Фауна СССР. Ракообразные; Т. 3, вып. 3).
- Сафонов В.Г., Савельев А.П. Бобры стран содружества: ресурсы, транслокации, промысел // Труды Первого евро-американского конгресса по бобру. Казань, 2001. С. 27–38.

- Сиренко Л.А. Эвтрофирование континентальных водоемов и некоторые задачи по его контролю // Научные основы контроля качества вод по гидробиологическим показателям. Л.: Гидрометеиздат, 1981. С. 137–153.
- Смирнов Н.Н. Chydoridae фауны мира. Л.: Наука, 1971. 531 с. (Фауна СССР. Ракообразные; Т. 1, вып. 2).
- Соловьев В.А. Речной бобр Европейского Северо-Востока. Л.: Изд-во ЛГУ, 1991. 208 с.
- Ставровский Д.Д., Ставровская Л.А., Филиппов В.А. Влияние деятельности бобра на окружающую среду // Проблемы охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны. М., 1986. Ч. 2. С. 205–207.
- Столбунова В.Н., Кожевников А.П. Видоизмененная модель планктонобатометра ДК для работы с лодки // Информ. бюл. ИБВВ. 1977. № 33. С. 69–73.
- Сытник К.М., Брайон А.В., Гордецкий А.В. Биосфера. Экология. Охрана природы. Киев: Наук. думка, 1987. 524 с.
- Телеш И.В. Трансформация озерного зоопланктона в реках // Докл. АН СССР. 1986. Т. 291, № 2. С. 495–498.
- Третьяков П.Н. Древнейшее прошлое Верхнего Поволжья. Ярославль: Яросл. кн. изд-во, 1939. 137 с.
- Участие сообществ зоопланктона в процессах самоочищения водотоков // Гидробиологический режим малых рек в условиях антропогенного воздействия. Рига: Зинатне, 1981. С. 74–99.
- Фадеев Е.В. Влияние обитания речных бобров на окружающую среду // Тр. Воронеж. гос. заповедника. 1976. Вып. 21, т. 2. С. 112–116.
- Флеров Б.А. Экологическая обстановка на Рыбинском водохранилище в результате аварии на очистных сооружениях г. Череповца в 1987 г. // Влияние стоков Череповецкого промышленного узла на экологическое состояние Рыбинского водохранилища. Рыбинск, 1990. С. 3–11.
- Харченко Т.А. Концепция экотонов в гидробиологии // Гидробиол. журн. 1991а. Т. 27, № 4. С. 3–9.
- Харченко Т.А. Экотонные водных экосистем как функционально активные зоны // VI съезд ВГБО. Мурманск: Полярная правда, 1991б. Т. 2. С. 222–223.
- Цветков А.И. Сравнительно-экологический анализ гильдий паразитов рыб из малых рек Верхневолжья // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти, 2001. С. 221.
- Цимдинь П.А. Биоценологический анализ экологического состояния малых рек: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1989а. 42 с.
- Цимдинь П.А. Сообщества зоопланктона бассейна р. Салаца // Биценологическая структура малых рек Латвии: Бассейн реки Салаца. Рига: Зинатне, 1989б. С. 97–107.
- Цимдинь П.А., Лиена Р.А. Малые реки Латвии. Рига: Зинатне, 1989. 77 с.
- Цимдинь П.А., Лиена Р.А. Концепция речного континуума. Применение на практике // VI съезд ВГБО. Мурманск: Полярная правда, 1991. Т. 2. С. 224–225.
- Цимдинь П.А., Лиена Р.А., Уртанс А.В. Типологическая классификация малых рек // Изв. АН ЛатвССР. 1985. № 3. С. 104–112.
- Чуйков Ю.С. Задачи и принципы биологического анализа степени загрязнения водоемов // Гидробиол. журн. 1975а. Т. 11, № 5. С. 111–118.
- Чуйков Ю.С. Изучение процессов естественной и антропогенной эвтрофикации вод Нижней Волги экологическими методами // Материалы Всесоюз. конф. по пробл. комплексного использования и охраны водных ресурсов бассейна Волги. Пермь, 1975б. Вып. 2. С. 40–41.
- Чуйков Ю.С. Экологический анализ состава и структуры сообществ водных животных как метод биологической оценки качества вод // Экология. 1978. № 5. С. 53–57.
- Чуйков Ю.С. Анализ трофической структуры планктонного сообщества // Основы изучения пресноводных экосистем. Л.: Изд-во АН СССР, 1981а. С. 45–52.
- Чуйков Ю.С. Методы экологического анализа состава и структуры сообществ водных животных. Экологическая классификация беспозвоночных встречающихся в планктоне пресных вод // Экология. 1981б. № 3. С. 71–77.
- Чуйков Ю.С. Экология массовых видов планктонных беспозвоночных в водоемах, находящихся под влиянием колониальных поселений птиц: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1982. 21 с.
- Чуйков Ю.С. Зоопланктон Северного Прикаспия и Северного Каспия в условиях изменения уровня моря и антропогенных воздействий: Дис. ... д-ра биол. наук в форме науч. докл. СПб., 1995. 73 с.
- Шувалов В.Е., Бабуринов В.Л., Гладкевич Г.И. Обобщенная характеристика антропогенных нагрузок // Малые реки Волжского бассейна. М., 1998. С. 76–81.
- Экологические проблемы малых рек Республики Татарстан. Казань: Фэн, 2003. 289 с.
- Экологическое состояние бассейна р. Чапаевки в условиях антропогенного воздействия: (Биологическая индикация): Экологическая безопасность и устойчивое развитие Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. 337 с.
- Bereszynski A. Srodowiskotworeza rola populacji zwierzat w ekosystemie na przykladzie bobra europejskiego (Castor fiber Linnaeus, 1758) // Mater. Stud. dokt. ipodyplom. 1991. Vol. 19. S. 99–113.
- Brayton D.S. The beaver and the stream // J. Soil. and Water Conserv. 1984. Vol. 39. P. 312–314.
- Brooks J.L. Eutrophication and changes in the composition of zooplankton // Eutrophication causes, consequences, correctives. Wash. (D.C.), 1969. P. 236–255.
- Butcher R.W. Studies on the ecology of rivers. I. On the distribution of macrophytic vegetation in the rivers of Britain // J. Ecol. 1932. Vol. 21. P. 58.

- Dodds W.R., Castenholz R.W. The nitrogen budget of an oligotrophic cold water pond // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1988. Vol. 79, N 4. P. 343–362.
- Fisher S.G. Succession in streams // Stream ecology: Application and testing of general ecological theory / Ed. J.R. Barnes and G.W. Minshall. N.Y.: Plenum press, 1983. P. 7–27.
- Ford T.E., Naiman R.J. Alteration of carbon cycling by beaver: Methane evasion rates from boreal forests streams and rivers // Canad. J. Zool. 1988. Vol. 66. P. 529–533.
- Gibert J. Groundwater ecology from the perspective of environmental sustainability. Amer. Water. Res. Assoc., 1992. P. 3–13.
- Gibert J., Marmonier P., Turguin M.J., Martin D. Anthropogenic disturbance of surface landscape: Consequences on groundwater ecosystems // Terrestrial and aquatic ecosystems: Perturbation and recovery / Ed. O. Ravera. N.Y.: Ellis Harwood, 1991. P. 310–319.
- Hillbricht-Ilkowska A. Miedzynarodowe sympozjum UNESCO-MAB na temat ecotonow, Sopron, Wegry, 23 – 27 maja, 1988 // Wiad. ecol. 1989. Vol. 35, N 1. S. 87–89.
- Hodkinson I.D. Energy flow and organic matter decompositions in an abandoned beaver pond ecosystem // Oecologia (Berlin). 1975. Vol. 21. P. 131–139.
- Holland M.M. SCOPE/MAB technical consultations on landscape boundaries: Report of SCOPE/MAB Workshop on Ecotones // Biol. Intern. 1988. Special Issue 17. P. 47–106.
- Hrbacek I. Relations of planktonic Crustacea to different aspects of pollution // Biological problems in water pollution. Ohio, 1962. P. 47–106.
- Hyltgren C. Importance of beavers for the regeneration of vegetation and survival of threatened plant species in forested wetlands // Res. Progr. Inst. Ecol. Bot. Uppsala Univ. 1989–1992. Vol. 4. P. 28.
- Hynes H.B.N. The ecology of running waters. 2nd ed. Liverpool: Liverpool Univ. press, 1972. 555 p.
- Jllies I. Die Barbenregion mitteleuropaischer Fliessgewasser // Verh. Intern. Verein. Limnol. 1958. N 13. P. 834–844.
- Jurkiewicz-Karukowska E. Occurence of molluscs in the littoral zone of the Zegrzynski Reservoir and the premouth and mouth zones of supplying rivers // Ecol. pol. 1990. Vol. 37, N 3/4. S. 319–336.
- Korinek V., Fott J., Fuksa J. et al. Carp ponds of Central Europe // Managed aquatic ecosystems / Ed. R.G. Michael. Amsterdam: Elsevier, 1987. P. 29–62.
- Lampert W., Fleckner W., Rai H., Taylor B. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear- water phase // Limnol. and Oceanogr. 1986. Vol. 31, N 3. P. 478–490.
- Maret J.J., Parker M., Fanny T.E. The effect of beaver ponds on the non-point source water quality of stream in South-Western Wyoming // Water Resources. 1987. Vol. 21, N 3. P. 263–268.
- McDowell D.M., Naiman R.J. Structure and function of benthic invertebrate stream community as influenced by beaver (*Castor canadensis*) // Oecologia (Berlin). 1986. Vol. 68. P. 481–489.
- McIntosh R.P. Pluralism in ecology // Annu. Rev. of Ecol. and Systematics. 1987. Vol. 18. P. 321–341.
- Minshall G.W. Stream ecosystem theory: A global perspective // J. Nat. Amer. Benthol. Soc. 1988. Vol. 7, N 4. P. 263–288.
- Naiman R.J. Animal influences on ecosystem dynamics // BioScience. 1988. Vol. 38. P. 750–752.
- Naiman R.J., Johnston C. A., Kelley J.C. Alteration of North American streams by beaver // Ibid. 1988. Vol. 38. P. 753–761.
- Naiman R.J., Manning T., Johnston C.A. Beaver population fluctuation and tropospheric methane emissions in boreal wetlands // Biogeochemistry, 1991. V12. P. 1–15.
- Naiman R.J., Melillo J.M., Hobbie J.E. Ecosystem alteration of boreal forest streams by beaver (*Castor canadensis*) // Ecology. 1986. Vol. 67, N 5. P. 1254–1269.
- Naiman R.J., Pinay G., Johnston C.A., Pastor J. Beaver influenced on the long-term biogeochemical characteristics of boreal forests drainage networks // Ibid. 1994. Vol. 75. P. 905–921.
- Nummi P. Simulated effects of the beaver on vegetation, invertebrates and ducks // Ann. Zool. Fenn. 1989. Vol. 26. P. 43–52.
- Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse // Gas- und Wasserfach. 1955. Bd. 96, N 18. S. 604.
- Porter K.G., Feig Y.S. The use of DAPI for identification and counting of aquatic microflora // Limnol. and Oceanogr. 1980. Vol. 25, N 5. P. 943–948.
- Pringle C.M., Naiman R.J., Bretschko G. et al. Patch dynamics in lotic systems: The stream as a mosaic // J. Nat. Amer. Benthol. Soc. 1988. Vol. 7, N 4. P. 503–524.
- Resh V.H., Brown A.V., Covich A.P. et al. The role of disturbance in stream ecology // Ibid. 1988. Vol. 7, N 4. P. 433–455.
- Sladeczek V. System of water quality from the biological point view // Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 1971. N 7. S. 1–218.
- Smith M.E., Driscoll C.T., Wyskowski B.J. et al. Modification of stream ecosystem structure and function by beaver (*Castor canadensis*) in the Adirondack Mountains, New York // Canad. J. Zool. 1991. Vol. 69. P. 55–61.
- Sousa W.P. The role of disturbance in natural communities // Annu. Reiv. Ecol. and Systematics. 1984. Vol. 15. P. 353–391.
- Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology // J. Nat. Amer. Benthol. Soc. 1989. Vol. 8. P. 36–50.
- Uhlman D. Hydrobiologie. Jena, 1975. 345 S.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. The river continuum concept // Canad. J. Fish. and Aquat. Sci. 1980. Vol. 37, N 1. P. 130–137.
- Winfield J. Fines, waterfowl and eutrophied ecosystems: A perspective from a european vertebrate ecologist: [Pap.] 3-d Intern. Wokshop "Ecosyst. Res. Freshwater Environ. Recov.", Pallanza, 1990 // Met. Ist. ital. idrobiol. "Dott. M. Marchi", 1991. Vol. 48. P. 113–126.

Yavitt J.B., Angell L.L., Fahey T.J. et al. Methane fluxes, concentrations, and production in two Adirondack beaver impoundments // Limnol. and Oceanogr. 1992. Vol. 37, N 5. P. 1057–1066.

Yavitt J.B., Lang G.E., Sexstone A.J. Methane fluxes in wetland and forest soils, beaver ponds, and low-order streams of a temperate forest ecosystem // J. Geophys. Res. 1990. Vol. 95, N 13. P. 463–474.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. Методы сбора, обработки и анализа данных.....	5
Глава 2. Характеристика малых рек, как природных объектов.....	9
Глава 3. Краткая характеристика природных условий и объектов изучения.....	13
Глава 4. Основные факторы, влияющие на формирование гидро-биологического режима малых рек	18
4.1. Морфометрические и гидрологические параметры.....	19
4.2. Химические параметры	21
Глава 5. Видовой состав зоопланктона малых рек бассейна Верхней Волги. Понятие потамопланктона. Видовое и биоценотическое сходство зоопланктона малых рек и водоемов	27
5.1. Видовой состав зоопланктона малых рек бассейна Верхней Волги.....	27
5.2. Понятие потамопланктона	35
5.3. Видовое и биоценотическое сходство зоопланктона.....	37
Глава 6. Зоопланктон фоновых биотопов малых рек	42
6.1. Сезонное развитие зоопланктона на фоновых биотопах малых рек.....	43
6.1.1. Зоопланктон быстротекущих участков	45
6.1.2. Зоопланктон закрытых пологом леса медленнотекущих участков	48
6.1.3. Зоопланктон медленнотекущих открытых участков	52
6.1.4. Зоопланктон открытых медленнотекущих зарастающих макрофитами участков.....	55
6.1.5. Сезонная сукцессия зоопланктона фоновых участков	59
6.1.6. Зоопланктон устьевых областей малых рек.....	71
6.2. Зоопланктон других фоновых биотопов	82
6.2.1. Зоопланктон зарослей макрофитов	82
6.2.2. Зоопланктон быстротекущих участков рек с открытым стрежнем и рипалью, зарастающей макрофитами	90
6.2.3. Зоопланктон в завихрениях воды	92

Глава 7. Зоопланктон малых рек под влиянием антропогенных и зоогенных нарушений	95
7.1. Зоопланктон загрязняемых участков малых рек	95
7.1.1. Зоопланктон малых водотоков как индикатор их экологического состояния	96
7.1.2. Зоопланктон очень малой реки при избыточном поступлении органических и биогенных веществ	99
7.1.3. Зоопланктон средне-малых и малых рек при избыточном поступлении органических и биогенных веществ	107
7.1.4. Стадии сезонной сукцессии зоопланктона при избыточном поступлении органических и биогенных веществ	116
7.1.5. Зоопланктон устьевых областей малых рек в условиях антропогенного загрязнения	120
7.2. Зоопланктон малых рек в условиях зоогенной трансформации	127
7.2.1. Обзор основных изменений прибрежно-водных систем в условиях влияния жизнедеятельности животных и, в частности, бобров	127
7.2.2. Изменение видового состава и трофической структуры зоопланктона и режимов проточных участков малых рек в ходе заселения водотока бобрами	133
7.2.3. Сезонная сукцессия зоопланктона в бобровых прудах	141
7.2.4. Распределение зоопланктона по продольному профилю бобровых прудов различной формы	150
7.2.5. Сравнительный анализ процессов трансформации зоопланктона бобровых прудов как реакции на эвтрофирование и экотонизацию	159
7.3. Зоопланктон малых рек в условиях влияния комплекса факторов	171
7.3.1. Зоопланктон загрязненных участков малой реки в условиях изменения проточности после поселения бобров и климатических особенностей вегетационного периода	171
7.3.2. Роль весеннего половодья и дождевых паводков в сезонной сукцессии зоопланктона бобровых прудов	183
Глава 8. Распределение зоопланктона по продольному профилю малых рек	189
8.1. Распределение зоопланктона по продольному профилю малой реки Ильди	192
8.2. Распределение зоопланктона по продольному профилю малой реки Латки	202
8.3. Распределение зоопланктона зарослей высших водных растений по продольному профилю малых рек	212

8.4. Распределение зоопланктона по продольному профилю рек, заселенных бобрами	219
8.5. Основные закономерности распределения зоопланктона по продольному профилю малых рек	226
Глава 9. Организация и устойчивость зоопланктона малых рек	232
Глава 10. Основные подходы к оценке качества воды малых рек как среды обитания животных организмов по видовому составу и трофической структуре зоопланктона	238
Заключение	244
Литература	246

Научное издание

Александр Витальевич Крылов

**ЗООПЛАНКТОН
РАВНИННЫХ
МАЛЫХ РЕК**

*Утверждено к печати
Ученым советом
Института биологии
внутренних вод им. И.Д. Папанина
Российской академии наук*

Зав. редакцией *Н.А. Степанова*

Редактор *Г.М. Орлова*

Художник *Ю.И. Духовская*

Художественный редактор *В.Ю. Яковлев*

Технический редактор *О.В. Аредова*

Корректоры *З.Д. Алексеева,*

Г.В. Дубовицкая, Т.А. Печко

Подписано к печати 14.12. 2004

Формат 60 × 90 1/16. Гарнитура Таймс

Печать офсетная

Усл.печ.л. 16,5. Усл. кр.-отт. 17,0. Уч. -изд. л. 15,4

Тираж 530 экз. Тип. зак. 3815

Издательство "Наука"

117997, Москва, Профсоюзная ул., 90

E-mail: secret@naukaran.ru

Internet: www.naukaran.ru

Отпечатано с готовых диапозитивов

в ГУП "Типография "Наука"

199034, Санкт-Петербург, 9-я линия, 12

«...Из тайн же самой реки он в этот день узнал лишь одну, и та поразила его душу. Он видел: вода текла и текла, она текла безостановочно и все же всегда была тут, всегда во всякое время была такою же, хотя каждую минуту была новой...»

Герман Гессе
«Сидхардха»



ISBN 5-02-033297-6



9 785020 332973